

OVER DE ONTWIKKELING VAN
DE CLAVICULA EN HET STERNUM
VAN VOGELS EN ZOOGDIEREN

J. H. HOMMES

OVER DE ONTWIKKELING VAN DE CLAVICULA
EN HET STERNUM VAN VOGELS EN ZOOGDIEREN

OVER DE ONTWIKKELING VAN DE CLAVICULA EN HET STERNUM VAN VOGELS EN ZOOGDIEREN

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD
VAN DOCTOR IN DE GENEESKUNDE AAN DE RIJKS-
UNIVERSITEIT TE GRONINGEN, OP GEZAG VAN DE
RECTOR-MAGNIFICUS DR. L. H. K. BLEEKER, HOOG-
LERAAR IN DE FACULTEIT DER GODGELEERDHEID,
TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT IN
HET OPENBAAR TE VERDEDIGEN OP ZATERDAG
2 JULIE 1921, 'S NAMIDDAGS OM 4 UUR,

DOOR

JOHANNES HERO HOMMES, ARTS

GEBOREN TE STEDUM



GEBROEDERS HOITSEMA — 1921 — GRONINGEN

AAN MIJN OUDERS
AAN MIJN VROUW



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Bij het aanbieden van dit proefschrift dank ik U, hoogleraren en oud-lektor van de Natuurphilosophiese en Mediese Faculteiten voor het genoten onderwijs.

U, prof. van Wijhe, hooggeachte promotor, breng ik hartelik dank voor hetgeen Ge, gedurende de jaren, die ik op Uw laboratorium heb gewerkt, voor mij zijt geweest. Deze, onder Uw leiding vervaardigde, dissertatie zal voor mij steeds een aangename herinnering zijn aan de grote steun en de voorlichting, die ik van U zo ruimschoots heb ondervonden.

Prof. Noordenbos te Amsterdam m'n welgemeende dank voor het bereidwillig afstaan van een groot aantal fraai uitgevoerde tekeningen, waarvan dertien zijn gereproduceerd.

Tenslotte nog een woord van dank aan allen, die me op de een of andere wijze behulpzaam zijn geweest bij het vervaardigen van dit proefschrift, vooral aan het personeel van het anatomies laboratorium, dat, met de bekende techniese vaardigheid en bereidwilligheid, me grote diensten heeft bewezen.

MATERIAAL EN METHODE.

Voor het onderzoek naar de ontwikkeling van het borstbeen en de clavicula, werden me door prof. van Wijhe de, in het Anatomies-Embryologies Laboratorium te Groningen aanwezige preparaten op de meest liberale wijze ter beschikking gesteld. Het betrof een groot aantal, indertijd door prof. Noordenbos vervaardigde mikroskeletten van Talpa-embryonen, waarvan bovendien een aantal tekeningen waren gemaakt, die me eveneens ten dienste stonden. Door het vervaardigen van seriesneden trachtte ik, niet alleen het mikroskelet in toto te bestuderen, maar van hetzelfde stadium ook doorsneden te verkrijgen; tevens trachtte ik aan seriecoupes de ontwikkeling van het vliezige skeletstuk na te gaan. Door de welwillende medewerking van Dr. D. de Lange, directeur van het Embryologies Instituut te Utrecht, kreeg ik een groot aantal embryos van de mol en de egel, waardoor ik in staat was, het onderzoek bij deze diersoorten zo volledig mogelijk aan alle op elkaar volgende ontwikkelingsstadia te verrichten.

Voor het maken van kraakbeen-mikroskeletten behandelde ik de embryos volgens de reeds in 1902 door van Wijhe⁸³ aangegeven methode. Daar deze uiterst eenvoudige bewerking met zijn voortreffelijke uitkomsten nog steeds geen algemene ingang in het onderzoek naar de aanleg van het kraakbenig skelet heeft gevonden, kan ik niet nalaten, ze nog even kort aan te halen. Het in 5 % sublimaat-formol (100 vol. 5 % sublimaat + 10 vol. formol) gefixeerde en tenslotte in alcohol van 96 % bewaarde embryo wordt vóór de kleuring overgebracht in alcohol van 64 %, waaraan is toegevoegd $\frac{1}{4}$ % HCl. Deze zoutzure alcohol onttrekt niet alleen het nog in het embryo aanwezige jodium, maar maakt het tevens voor de kleuring geschikt. Dit uittrekken met zoutzure alcohol, welke na enige dagen telkens verversst dient te worden, moet vooral lang genoeg worden voortgezet; bij objecten ongeveer 2 centimeter

groot is hiervoor 2 weken nodig; embryos van 3—5 cM. vereisen 4 weken, terwijl bij grotere 6 à 8 weken tijd verloopt, voor met goed gevolg de kleuring kan worden toegepast. Te dien einde komen de voorwerpen gedurende 6 dagen bij kamertemperatuur in een oplossing van $\frac{1}{4}$ % methyleenblauw Gröbler in alkohol van 64 %, waaraan na oplossing 1 % HCl. is toegevoegd. Daarop wordt de overtollige kleurstof verwijderd door uittrekken met zoutzure alkohol, waarna de kraakbeengrondsubstantie slechts nog blauw gekleurd is. Heeft men de embryos niet voldoende lang uitgetrokken, vóór ze in de kleurstof worden overgebracht, dan zijn na de kleuring de preparaten a. h. w. bezaaid met neerslagen van fraaie zwarte en roodbruine naald- en stervormige kristallen. Dat in dit geval een preparaat toch niet onbruikbaar behoeft te worden, bleek me, wanneer ik het uittrok met alkohol van 72 % en alkohol van 96 %, telkens om de andere dag verwisseld; wel verdwijnen dan de kristallen, maar ook het kraakbeen wordt soms weer ontkleurd; uittrekking met zoutzure alkohol en daarop volgende kleuring bewijst, dat geen enkel preparaat als verloren behoeft te worden beschouwd. Het gekleurde embryo moet daarna watervrij worden gemaakt, door het in alkohol van steeds stijgende konsentratie over te brengen. Aan deze bewerking moet men veel gewicht hechten, daar men gevaar loopt het fraaiste preparaat nog te bederven, wanneer het in de xylol wordt overgebracht, vóór het volkomen van water bevrijd is. Na de xylol komt het in dunne kanadabalsem en vervolgens in dikkere, die bij gewone temperatuur vast, maar bij 60° C. vloeibaar is; wordt het aldus behandelde preparaat daarna ingesloten in dikke kanadabalsem in een glaskamertje, dat men, naar gelang van de grootte van het voorwerp, op maat kan maken, dan kan het jarenlang in een goed gesloten kast worden bewaard, zonder dat het iets van zijn fraaie kleur of van zijn doorzichtigheid verliest. Dat de aldus vervaardigde mikroskeletten troebelingen zouden vertonen, zoals Lundvall⁵¹ (1904) vond, kan ik niet bevestigen; integendeel, de oudste preparaten, die ik bestudeerde, en welke zeker 18 jaar geleden werden vervaardigd, waren minstens even fraai als de door mij zelf gemaakte, en dus nieuwe. Ofschoon dus het methyleenblauw voortreffelijke resultaten oplevert voor de kraakbeenklevring, heb ik ook meerdere embryos behandeld volgens de

door Lundvall⁵¹ (1904) aangegeven methode. Deze toluidinblauwkleuring verschaft mij een aantal goed gekleurde mikroskeletten, zowel van materiaal, dat gefixeerd was in sublimaat-formol, als van formol-alkohol-materiaal (100 vol. alcohol van 50 % + 10 vol. geneutraliseerde formol). In zeer veel gevallen, vooral bij verder ontwikkelde exemplaren, behield evenwel het spierweefsel en ook andere weke delen een vuil-groene kleur, welke zich noch door uittrekken met HCl. alcohol, noch langs andere weg liet verwijderen, wat m.i. een zeer ernstig nadeel is, als we daarbij vergelijken de uiterst fraaie preparaten, volgens de methode van van Wijhe verkregen. Van een verbetering van deze laatste kan men dus niet spreken; principieel ook, is het slechts een modificatie van de methyleenblauwkleuring, daar reeds in 1902, in zijn publikatie⁵³, door van Wijhe werd gewezen op de eigenschap van kraakbeen, om zich elektief te kleuren met basiese anilinekleurstoffen, waarvan hij toen proeven had genomen met het methyleenblauw Grübler. Het was dus à priori te verwachten, dat ook andere basiese anilinekleurstoffen goede uitkomsten zouden kunnen geven.

Op aanraden van prof. van Wijhe werd ook het Viktoria-blauw 4 R. Grübler genomen, waarmee bij Vogels en Zoogdieren voortreffelijke resultaten werden verkregen. Het in 5 % sublimaat-formol of in formol-alkohol gefixeerde embryo werd een week lang bij kamertemperatuur gelaten in een oplossing van 1⁰/₁₀₀ Viktoria-blauw 4 R. Grübler. Hoewel niet strikt nodig, is voor exemplaren, groter dan 2 cM., een kort-durende uittrekking met HCl-alkohol aan te bevelen, daar dan door de grotere voorwerpen de kleurstof sneller wordt opgenomen. De overvloedige kleurstof verwijdert men met alcohol van 72 %. Neerslagen of verontreinigingen in de aldus vervaardigde mikroskeletten heb ik niet opgemerkt.

Daar we geen kleurstof hebben, die in hetzelfde preparaat tegelijk het kraakbeen en het prochondraal weefsel op verschillende wijze kleurt, stuitte de bestudering van seriesneden op moeilijkheden. Nooit toch waren de kraakbeengrenzen met absolute zekerheid aan te geven; het aantal celkernen en de meerdere of mindere hoeveelheid tussensubstantie waren feitelijk de enige subjektieve onderscheidingstekenen; hierdoor is het mogelijk, dat vele onderzoekers de namen: Vorknorpel, cellig

kraakbeen, foetaal kraakbeen enz., gebruiken voor het weefsel, waaruit het kraakbeen ontstaat. Dat het uiterst noodzakelijk is, een scherp onderscheid te maken, erkende reeds W. K. Parker⁶⁵ in 1890, waar hij (blz. 222) zegt: „... hyaline cartilage is my “cue”: before that is formed, anything may be made of anything; and thus Morphology is at the mercy of each individual worker”. De manier, waarop men het onderscheid moest maken, deelt Parker evenwel niet mee. De door van Wijhe aangegeven kleurreacties, welke men ook kan toepassen bij seriesneden, zouden deze moeilijkheid oplossen.

Het in sublimaat-formol gefixeerde materiaal werd in paraffine ingebed, en hiervan werden met behulp van een sledemikrotoom van Jung-Heidelberg doorsneden vervaardigd van 10 en 15 μ dikte. Op het objektglas werden de sneden voor de kernkleuring, gedurende minstens 24 uren, gebracht in een 1‰ ammoniumkarmijnoplossing, in alcohol van 72 %, bij 37—40° C.; daarna volgde overbrenging in ¼ % methyleenblauwoplossing in alcohol van 64 %, waaraan toegevoegd was 1 % HCl; nodig bleek deze HCl-toevoeging echter niet. Het bleek overbodig de doorsneden vooraf in zoutzure alcohol uit te trekken. Na 24 uur bij kamertemperatuur, bleek van het kraakbeen alleen de grondsubstantie en de kapsels blauw gekleurd; de kernen der overige cellen, ook de kraakbeenkernen, waren rood gekleurd.

Ook toluidinblauw, bereid op de door Lundvall (1904) aangegeven wijze (250 mgr. toluidinbl. op te lossen in 100 cc. alcohol van 70 %, waaraan te voren 0,5 cc. HCl is toegevoegd, na oplossing hierbij nogmaals 0,5 cc. HCl; na 24 uur filtreren) kan men er voor gebruiken; men dient dit echter bij een temperatuur van 55—60° C. uit te voeren. In geen enkel opzicht waren deze preparaten beter gekleurd dan de met methyleenblauw behandelde en zeker waren ze niet mooier dan die, welke met 1‰ Viktoriablauw 4 R. Gröbler waren verkregen. Deze oplossing kleurde in 24 uur bij kamertemp. het kraakbeen bij embryonen van Vogels, Zoogdieren en Selachiërs intensief blauw; het was onnodig de sneden vooraf met zoutzure alcohol uit te trekken; in een oplossing van 1:50.000 waren na 24 uur alleen de embryonale rode bloedlichaampjes intensief blauw gekleurd, terwijl deze bij sterker gekonsentreerde oplossingen geen kleurstof opnamen. Behalve

met materiaal, gefixeerd in sublimaat-formol of in formol-alkohol, werden fraaie uitkomsten ook verkregen met in Kleinenberg's pikrin-zwavelzuur gefixeerde voorwerpen.

Van de duurzaamheid dezer kraakbeenkleuring aan doorsneden kan ik slechts dit meedelen, dat de preparaten na ruim een jaar nog volmaakt goed hun kleur bewaard hebben.

Ten einde een inzicht te verkrijgen in de ontwikkeling van het sleutelbeen, moest er een duidelijk verschil in kleur zijn tussen been en kraakbeen; hiertoe werd gebruik gemaakt van de oplossing:

99 cc. 1 % Pikrinezuur in alkoh. van 64 %.

10 cc. 1 % Rubin S. in alkoh. van 64 %.

2 cc. 1 % Nigrosin (wasserlöslich) in alkoh. van 64 %.

Deze kleurt na 2 uur het beenweefsel rood, de kernen zwart, de bloedlichaampjes geel; het ongekleurd blijvende kraakbeen werd daarna, op de pas beschreven wijze, met Viktoriablauw gekleurd. Een sterke konsentratie van het Nigrosin maakte het overzicht in de preparaten bij Vogels en Zoogdieren onduideliker.

Bij Beenvissen is het beter de volgende verhouding te nemen:

90 cc. 1 % Pikrinezuur.

5 cc. 1 % Rubin S.

20 cc. 1 % Nigrosin.

Op deze wijze kan men zeer duidelijk de ontwikkeling van het beenweefsel demonstren. Het Rubin S. heeft boven de alizarine-kleurstoffen nog het grote voordeel, ook ontkalkt been te kleuren; het is derhalve bij doorsneden te beschouwen als een reagens op beenweefsel, zoals methyleenblauw op kraakbeen.

Dwarse, zowel als frontale en sagittale doorsneden, werden aldus verkregen van:

Gallus:	17 embryos.
Anas:	6.
Talpa:	7.
Erinaceus:	6.
Lepus:	10.
Cavia	2.
Felis domestica:	3.
Sus scrofa:	12.

Behalve aan een groot aantal kraakbenige mikroskeletten van elk van de pasgenoemde diersoorten, werd de ontwikkeling hieraan ook nog bestudeerd bij: het rund, het schaap en de hond.

De grootte der embryos werd bepaald, wanneer deze, na fixatie en daarop volgende behandeling in alcohol van 96 %, in hun natuurlijke kromming in de vliezen, lagen; de grootste afstand werd dan als de grootte genoteerd. Bij exemplaren groter dan 10 cM. werd de afstand van de basis van de neus tot de staartbasis als maat genomen.

De tekeningen werden vervaardigd met behulp van een projectie-apparaat van Zeiss.

EERSTE AFDELING.

VOGELS.

HOOFDSTUK I.

De aanleg der ekstremiteitengordels.

Vóór er kraakbeen in de schoudergordelaanleg optreedt, zijn de samenstellende skeletstukken hiervan niet afzonderlik waar waar te nemen. Bij kip en eend verschijnt het het eerst in de vrije ekstremiteiten en hierbij is de achterste de voorste steeds in ontwikkeling vooruit; deze toestand blijft gedurende de verdere ontwikkelingsperiode bestaan. Is b.v. het antibrachium kraakbenig geworden, dan is, naast tibia en fibula, reeds een centrum opgetreden in de tarsus, benevens twee kraakbenige metatarsalia (Pl. I, fig. 1). Behalve bij kip en eend, was dit nog te zien aan mikrosketten van *Larus argentatus*. Vóór er nu verdere centra in het overige deel van de vrije voorste ekstremiteit ontstaan, treden bij de kip in het niveau van de 14e—15e wervel, bijna gelijktijdig, maar ieder afzonderlik, het coracoid en de scapula op; aan de door mij bestudeerde preparaten, kon ik niet met zekerheid uitmaken, welk van de beide skeletstukken het eerst verscheen. Bij een eendembryo van $8\frac{1}{2}$ dag, lang 14 mM., blijkt echter het coracoid reeds flink ontwikkeld te zijn, terwijl er op de plaats van de scapula juist kraakbeen is ontstaan (Pl. I, fig. 1); het maakt dus de indruk, alsof, bij de eend althans, het coracoid eerder wordt aangelegd dan de scapula.

Een kraakbeencentrum voor het ilium verschijnt, als coracoid en scapula opgetreden zijn en van de achterste

ekstremitéit tibia, fibula, het fibulaire der drie in het autopodium aanwezige centra, benevens twee fibulaire metatarsalia, zijn aangelegd. Zijn er in het autopodium drie centra verschenen en zijn de drie metatarsalia en de grondphalangen kraakbenig geworden, dan treedt ook een afzonderlike kraakbeenkern op voor het ischium en pas daarna een voor het pubis.

Bij eendembryos is deze volgorde van optreden van de afzonderlike centra eveneens duidelik. Bij kip, eend en Haematopus is het os pubis een zeer dunne kraakbeenspang; bij de mus en de spreeuw daarentegen is deze sterker ontwikkeld, even sterk als het kraakbenige ischium; tussen beide in staat de kraakbenige aanleg bij de zilvermeeuw.

Terwijl het acetabulum bij kip en eend gevormd wordt door ilium en ischium, tegen welker proximale vergroeiingsplaats zich het kraakbenige pubis aanlegt, nemen bij spreeuw, mus, Haematopus en *Larus argent.* alle drie skeletstukken aan zijn vorming deel.

Vindt er in de kraakbenige bekkengordel betrekkelik vroeg-tijdig een vergroeiing der samenstellende delen plaats, coracoid en scapula blijven tamelik lang hun zelfstandig karakter behouden. Bij een kipembryo van 11 dagen, lang 24 mM., blijkt er een kraakbenige kontinuïteit tussen beide te zijn opgetreden.

Een kraakbenig gepraeformeerde klavikel was evenmin aanwezig als een kraakbenig procoracoid bij de mikroskeletonten van alle stadia van kip, eend, Haematopus, *Larus argentic.*, mus en spreeuw.

Door gebruik te maken van de methode van van Wijhe, ben ik dus tot resultaten gekomen, die op sommige punten afwijken van die van vroegere onderzoekers (zie literatuuroverzicht). De kwestie van het al of niet continueel kraakbenig worden van de „coracoscapula” en het al of niet optreden van kraakbeen in de ontwikkeling van de klavikel, kon pas met deze methode worden opgelost.

Literatuuroverzicht:

Bij Anuren, zegt Wiedersheim⁸² (1892) blz. 107, „geht bekanntlich im Gegensatz zu den Urodelen die Entwicklung der hinteren Gliedmassen derjenigen der vorderen voraus.” Mehnert⁵⁵ (1897) komt tot een dergelijk resultaat; hij noemt

(blz. 36) Anuren en Ratiten een uitzondering op de algemene regel, dat de voorste ekstremiteiten in hun ontwikkeling het verst voortgeschreden zijn. Daarentegen vinden Goette²⁸ (1875) blz. 468, Jordan⁴¹ (1888) blz. 15 en Lignitz⁴⁷ (1897) blz. 22, bij Anuren steeds ongeveer dezelfde graad van ontwikkeling van de overeenkomstige delen van beide gordels.

Vindt Wiedersheim⁸² (blz. 212) bij Anuren en vele Urodelen aan de voorste ledematen het eerst kraakbeen verschenen in het proximale deel van de humerus, waarna er een sekundaire versmelting optreedt met de scapula, Lignitz⁴⁷ (blz. 28) bevestigt dit bij *Rana temporaria* en *R. esculenta*, terwijl Braus³⁷ het mededeelt van *Bombinator*. Bij *Triton helveticus* zijn volgens Wiedersheim (blz. 190 en 191) schoudergordel en humerus één samenhangend kraakbenig geheel. Bij Krokodillen treedt een kraakbeenkern op voor de scapula, nadat humerus en antibrachium reeds kraakbenig zijn geworden (Wiedersheim).

Bij Amphibiën zou, volgens Braus³⁷ (blz. 255) eerst de scapula, en vervolgens „in einem Guss” daarmee, ook het coracoid kraakbenig worden. Bij *Bombinator* evenwel, beschrijft hij niet-samenhangende kraakbeenkernen in de prochondrale schoudergordel; te voren was dit reeds door Wiedersheim gevonden.

Bij de Reptielen zijn alle onderzoekers eenstemming in hun oordeel, dat de „coracoscapula” als één skeletstuk wordt aangelegd.

Gegenbaur²⁴ 1865 (blz. 26) neemt voor de Vogels aan, dat scapula en coracoid beide ontstaan uit één gemeenschappelijke kraakbeenaanleg, een standpunt dat in latere tijd nog wordt ingenomen door Kulczycki⁴⁵ (1901), Max Fürbringer¹⁹ (1902) en Braus³².

Niet zeer duidelijk is het, hoe Goette²⁹ (1877) zich de verhouding der beide skeletstukken denkt, waar hij deze bij de kip schildert op blz. 551:

„An 4—5 tägigen Hühnerembryonen (Fig. 19) fand ich die beiden Schultergürtelhälften noch weit von einander entfernt. Scapula und Coracoideum bildeten ein Stück; doch war die in jedem von ihnen deutliche Knorpelbildung in dem, das Gelenk enthaltenden, Verbindungstheil noch nicht so weit vorgeschritten.”

Miss Beatrice Lindsay⁴⁸ (1885), wier werk door W. K. Parker⁴⁵ (1890) sterk werd bekritiseerd, deelt mede (blz. 703), dat bij een kipembryo van de 5e dag klavikel, coracoid en scapula zelfstandig kraakbenig worden aangelegd (Plate XLIV, fig. 4 en 5); versmelten coracoid en scapula aan het eind van de 5de dag (Pl. XLIV, fig 6), aan het eind van de 6e, als het eerstgenoemde tot zijn sternaal einde is ontwikkeld, worden beide weer zelfstandig (blz. 704, Fig. 11). Hetzelfde beschrijft ze bij een embryo van 4 dagen van de struisvogel (blz. 692).

Volgens Kulczycki⁴⁵ (blz. 587) gaan coracoid en scapula in elkaar over met een, door haematoxylin-eosin, iets donkerder gekleurde celmassa en wel daar, waar bij het volwassen dier tusschen beide skeletstukken een gewricht of een synostose aanwezig is; deze kraakbeenmassa zou al bij een kipembryo van 6 dagen duidelijk zijn en is volgens K. zelfs bij bij oudere embryonen nog steeds aan te tonen. (Kipembryo 20^e dagen, fig. 3, blz. 587).

Terwijl Noordénbos⁵⁹ (1904) bij embryos van het rund, het konijn en het varken een zelfstandige kraakbeenkern voor de proc. cor. beschreef (blz. 75), vond van Wijhe: „...dass in der vorknorpeligen Anlage des Schultergürtels die Scapula und das Coracoid bei Acanthias, Scyllium, Pristiurus und Torpedo als getrennte Knorpelstücke auftreten, wie ich dies auch bei Vögel-Embryonen gesehen habe...“ (blz. 322. Ueber die Entwicklung des Kopfskeletts bei Selachiern. Compte Rendu des Séances. 6^{me} Congrès international de Zoologie. 1904. Berne).

HOOFDSTUK II.

Clavicula.

Zijn bij een kipembryo van 7 dagen, lang 12,5 mM., waar het hart nog hoog in de halsstreek ligt, zoals we zagen coracoid en scapula reeds kraakbenig geworden, dan vertoont het

mesenchym, waaruit de klavikel ontstaat, nog geen verdere differentiatie (Pl. I, fig. 2); in structuur verschilt het niet van het „Vorknorpel”, waaruit de beide andere componenten van de schoudergordel ontstaan. Toch ontstaat uit deze mesenchym-aanleg geen kraakbeen, zoals *Gegenbaur*, *W. K. Parker*, *Lindsay* e.a. beschrijven; integendeel, bij de kip is reeds bij een embryo van de 8ste dag, been opgetreden, zonder dat een kraakbenig tussenstadium aanwezig is. Is de klavikel bij zijn optreden een naar mediaal konvekse boog van mesenchym, dat langzamerhand zonder scherpe grens overgaat in het mesenchym van de ventrale lichaamswand, gedurende de 7e dag neemt het skeletstuk toe in lengte, en, parallel aan de daling van het hart, verdwijnt de mediale konveksiteit. De ventrale einden naderen elkaar meer en meer, zonder met elkaar in het mediaanvlak te vergroeien. Dit laatste vindt plaats, wanneer de beenvorming begint; pas dan kunnen we dus van een furcula spreken (Pl. I, fig. 3). De beenvorming treedt op van dorsaal naar ventraal; we zien daarbij in het midden van de vroegere mesenchymstreng de cellen uit elkander wijken. Met sterkere vergroting blijkt hier niet alleen het aantal celkernen te zijn verminderd, maar tevens schijnen de celwanden verdikt en donkerder gekleurd; in het dorsale deel is dit proces het verst voortgeschreden. We kunnen zo onderscheiden een centrale as, omgeven door een celrijke perifere laag, het latere periost, waarvan de samenstellende elementen radiaal zijn gerangschikt (Pl. I, fig. 4).

Van de door *Goette*²⁹ bij de kip en *Fulica atra* in het scapulaire gedeelte waargenomen „Knochenrinne”, die in een „Knochenröhre” zou veranderen (blz. 554. Taf. XXXI, fig. 21), een proces, dat bij Sauriërs in het sternale deel van de klavikel zou optreden, heb ik aan de door mij bestudeerde exemplaren van kip en eend, niets kunnen ontdekken.

Bij de eend is de ontwikkeling dezelfde als bij de kip. Bij geen van beide vogels is er van het begin af een direkte verbinding van klavikel en borstbeen aanwezig; deze samenhang ontwikkelt zich pas langzamerhand, nadat de furcula ontstaat; zeer losmazig mesenchym zonder enige differentiëring verbindt dan deze met de nog gepaarde sternaalhelften. Het duidelijkst was dit waarneembaar aan seriesneden van een eendembryo van 9 dagen 5 uur, lang 17,5 mM.; hier was de

klavikel in z'n ventrale deel nog niet volkomen verbeend, terwijl het sternum reeds kraakbenig was geworden.

In de loop van de ontwikkeling ontstaan nu aan het coracoid het acrocoracoid, en aan de kraakbenige scapula het acromion; het laatste is bij de kip minder goed ontwikkeld dan bij de eend. Met beide kraakbenige uitgroeiingen nu, is de furcula verbonden. Kan men bij een eendembryo van 12 dagen, 21 mM. lang, een duidelijke processus acromialis furculae, door de furcula gevormd, onderscheiden (Pl. I, fig. 5), bij de kip is deze afwezig: een proc. acrocoracoideus furculae ontbreekt bij beide. De proc. acrom. furc. is verbonden met de laterale en dorsale vlakke van het acromion (Pl. I, fig. 5).

Bij verdere groei wordt de voortzetting van de furcula gevormd door het ongepaarde, mediane lig. sterno-claviculare, dat continueel overgaat in het perichondrium van de crista sterni. Aan beide kanten van het ligament liggen de oorsprongen van de m.m. pectorales majores. Ontspringt deze spier in jongere stadia van de mesenchymateuse klavikel en van het sternum, bij verdere groei, parallel aan het naar elkaar toegroeien van de beide sternaalhelften, gaat ook de oorsprong meer naar mediaal. In zijn rostrale gedeelte ontspringende aan het periost van de benige furcula, vormt, caudaal van het benige uiteinde hiervan, een verdichting van het mesenchym, een soort membraan, welke zich ook ventraal van de spier voortzet, de mediale begrenzing van de m. pect. maj. Deze membraan, door een laagje zeer losmazig mesenchymweefsel gescheiden van het lig. sterno-clavic., hangt craniaal zonder onderbreking samen met het periost van de furcula (Pl. I, fig. 6).

De waarneming van Kulczycki⁴⁵ bij een kipembryo van de 9e dag. blz. 582: „Der Processus interclavicularis tritt ebenfalls deutlicher hervor und teilt sich in seiner unteren Verlängerung (das spätere Band) in 2 Stränge, welche erst in den folgenden 4 Tagen zusammenwachsen“, kan ik niet bevestigen. Wel gaan de membranen, die de mediale grenzen van de pect. maj. aangeven, bij de verdere groei, zich aanleggen tegen het perichondrium van het kraakbenige sternum, waarvan men ze dan niet meer kan onderscheiden.

In geen geval echter is het m. i. juist, wat verder door Kulczycki⁴⁵ gezegd wordt, blz. 582: „Jeder dieser Stränge

vereinigt sich mit der entsprechenden noch nicht geschlossenen Sternalhälfte, zur Bildung der Crista sterni beitragend". Een dergelijke genese van de crista sterni, herinnerend aan de waarnemingen van Goette²⁹ en Hoffmann³⁸, is, zoals uit bovenstaande blijkt en nog meer uit de beschrijving van de ontwikkeling van het borstbeen nader zal blijken, onhoudbaar.

Volgens Kulczycki⁴⁵ zou bij de kip, de eend en de duif de klavikel zich ontwikkelen (blz. 583 en 584) in een bindweefselmembraan (fig. 1 en 2 h. p.); reeds duidelijk bij kipembryos van de 7e en 8e dag, zou deze, vóór de vereniging van beide klavikels, van rechts en van links vergroeien tot een ongepaard produkt en waarschijnlijk de latere lame médiane antérieure ou horizontale (Harting) leveren (blz. 585). Aan geen mijner preparaten kan ik deze waarneming bevestigen. Wel is reeds bij een kip van 7 dagen, lang 15 mM., een schijnbare membraan aanwezig, waaruit echter bij verdere groei zich spiervezels ontwikkelen en wel in het dorsale gedeelte ontstaat hieruit de aanleg van de m. rhomboideus superficialis, terwijl het ventrale stuk de m. cucullaris levert (m. cucullaris s. trapezius + m. sterno-cleido-mastoideus Max Fürbringer¹⁹ 1902) Pl. I, fig. 7. Het nog niet gedifferentieerde mesenchym, dat de klavikel zal leveren, is duidelijk van deze „membraan", ook in het jongste stadium, gescheiden; alleen het caudale deel van de latere spieraanleg en het distale gedeelte van de klavikel hangen zonder scherpe grens, samen. De lame médiane antérieure is bij een kipembryo van 13 dagen, lang 33 mM., duidelijk ontstaan uit de membranen, die de mediale begrenzing van de pect. maj. vormen, welke membranen niet slechts de klavikel geheel omhullen, maar dorsaal tot een geheel zijn geworden, in de mediaanlijn de grens vormend tussen de pect. maj. van rechts en van links (Pl. I, fig. 8).

Literatuuroverzicht:

Aan de onderzochte embryos van Gallus, Anas, Larus, Haematopus, spreeuw en mus, heb ik aan de gekleurde mikroskeletten in toto, evenmin als aan seriesneden van kip en eend, ook maar een spoor van kraakbeen in de aanleg van de furcula kunnen opmerken. Uit het mesenchym ontstaat zonder enige

tussentrap steeds direkt het been. Hiermee wordt dus bevestigd, wat Rathke⁷¹ (1838) en Bruch²¹ (1853) blz. 371 ons hieromtrent medelen. Hun waarnemingen zouden worden uitgebreid en bevestigd door Goette²⁰ (1877).

Volgens deze onderzoeker zouden aanvankelijk (blz. 549—557) klavikel en coracoscapula één geheel zijn, maar al spoedig zouden ze worden gescheiden door het optreden van sekundair been in de klavikel. Bij embryos van Gallus en Fulica atra zou de verbening in het acromiale gedeelte „rinnenförmig“, daarna „röhrenförmig“ zijn, zoals hij dit waarnam bij de door hem onderzochte Sauriërs in het sternale deel. Dat dit althans bij Reptielen zo verloopt, is zowel door Wiedersheim⁸² (1892), als door Max Müller⁵⁸ (1900) aangetoond.

Komt Hoffmann³⁸ (1879) op blz. 76 tot een gelijk resultaat als Goette, niettemin deelt hij op blz. 91 mede, bij embryos van *Carbo cormoranus* in het distale deel van de furcula een kraakbenige aanleg te hebben waargenomen.

Kulczycki⁴⁵ (1901), een kraakbenig voorstadium in de aanleg van de klavikel ontkennend, heeft het karakteristieke, door Goette beschreven, verbeningsproces bij de Vogels niet kunnen waarnemen, evenmin als ook mijn preparaten dit vertoonden.

Hebben we dus enerzijds onderzoekers, die een kraakbeen-aanleg ontkennen, aan de andere zijde staat een grote groep van waarnemers, die deze mening krachtig bestrijdt. De eerste, wiens waarnemingen hem de opvattingen van Bruch deden verwerpen, is Gegenbaur²³ (1864). Volgens hem²³ zou (blz. 13 en 14) bij kipembryos van de 7e en 8e dag de aanleg scherp gescheiden zijn van het aangrenzend weefsel, terwijl de cellen groter zouden worden en de intercellulair-substantie verkalkte; dit weefsel, volgens G. „wahres Knorpelgewebe mit verkalkter Grundsubstanz“, zou van dorsaal naar ventraal in de hele furcula aanwezig zijn. Een dunne periostale beenlaag zou na de 8e dag optreden, tegelijk met de vergroeiing der beide klavikels; dit proces, ook waargenomen aan spreeuwembryos, zou als een belangrijke schakel tussen primaire en sekundaire verbening in staan.²⁴ (1865. blz. 26). Deze opvatting is hij als de juiste blijven verkondigen.²⁷ Ofschoon hij in zijn „Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere.“ Bd. I. 1898, de juistheid van Goette's waarnemingen²⁰ (1877) niet tracht

te ontkennen, zou hierdoor het optreden van een kraakbeen-aanleg aan de uiteinden, toch niet worden uitgesloten. „Ob solcher Knorpel, wie er von Parker mit der Scapula in Zusammenhang dargestellt wird, dem bei den Carinaten nicht zur Ausbildung gelangenden Procoracoid entspricht, so dasz auch noch bei den Vögeln eine claviculäre Beziehung des letztgenannter Skeletteiles bestände, und ob damit das Verschwinden des Procoracoids bei den Carinaten im Zusammenhang steht“, noemt Gegenbaur²⁷ blz. 493 „unermittelt“.

Volgens W. K. Parker⁶⁴ (1868) kan men (blz. 142—191) aan de klavikel volgens de genese drie verschillende delen onderscheiden: het scapulaire gedeelte of mesoscapula, ontstaande uit de kraakbenige scapula; hierop volgt het „proximal precoracoid“, oorsponkelijk één kraakbenig geheel met het coracoid en de, als sekundair been aangelegde, clavicula; in de kraakbenige verbinding van beide klavikels, het „distal precoracoid“ (blz. 147) treedt zelfstandig een ongepaarde enchondrale beenkern op, de aanleg van een „interclavicle“ (episternum der Reptielen). De samenstellende delen zouden nu bij de verschillende families der Vogels meer of minder goed ontwikkeld zijn.

Ook Sabatier⁷⁶ (1879) vermeldt op blz. 331 een kraakbenige aanleg, „qui coiffe l'extrémité externe de la clavicule fibreuse et... une couche plus mince et à peine cartilagineuse, qui enveloppe l'interclavicle“. Een vroegere samenhang met de kraakbenige schoudergordel wordt door hem ontkend.

Max Fürbringer^{18 19} vindt het bewijs niet geleverd, dat „die knorpeligen Elemente der Clavicula vom Coracoid und Scapula sich abgetrennt haben“; hij ziet „in denselben specifisch claviculäre obschon in der Jugend knorpelartige, dem primären Brustgürtel nicht völlig fremde Elemente.“; vroeg-embryonaal, zou volgens F., de clavicula als kraakbeen los raken van de primaire schoudergordel en hieruit zou als dekbeen de clavicula ontstaan.

Volgens de resultaten van het onderzoek van Miss Lindsay⁴⁸ (1885) aan ongekleurde mikroskeletten van embryos van Gallus, Larus, Struthio, Sula en Uria, wordt de klavikel zelfstandig aangelegd als afzonderlik kraakbeenelement van de primaire schoudergordel (blz. 703 en Taf. XLIV fig. 2—6).

HOOFDSTUK III.

Sternum.

De eerste aanleg van het vliezige sternum was zichtbaar aan de doorsneden van een kipembryo van 7 dagen, lang 12,5 mM. In dit stadium ligt het hart nog hoog in de halsstreek: het coracoid is reeds kraakbenig geworden; de ribben zijn voor 't grootste deel, uitgezonderd in het meest dorsaal gelegen stuk, nog mesenchymateus. Het sternum verschijnt als een mesenchymverdichting volkomen onafhankelijk van het coracoid en van de, nog nauweliks als een mesenchymstreng zichtbare, klavikel. Tussen de sternaalaanleg en het distale deel van het coracoid bevindt zich een losmazig mesenchymweefsel zonder enige verdere differentiëring; coracoid en sternum zijn duidelijk zonder enige gedifferentieerde mesenchym-samenhang (Pl. I, fig. 9). Dorsaalwaarts zien we de aanleg van de m. sterno-coracoideus samenhangen met het vliezige borstbeen (Pl. I, fig. 9). In dit jonge stadium zijn beiderzijds twee sternaalribben opgetreden, wier ventrale mesenchymateuse uiteinden het sternum niet bereiken; in een volgend stadium, wanneer de ribben kraakbenig zijn geworden, is dit nog duidelijker. (Pl. I, fig. 10).

Dat het kraakbenige coracoid en het, als een verdichting van mesenchymweefsel aangelegde, borstbeen, gescheiden zijn door een losmazige celmassa, die in geen enkel opzicht een andere structuur vertoont dan het mesenchym b.v. van de ventrale buikwand, maakt het door Hanson³³ (1920) blz. 76, 77 en 78 aangenomen geneties verband tussen schoudergordel en borstbeen, onaannemelijk. Volgens H. zouden primaire schoudergordel en sternum in het mesenchymstadium één geheel moeten zijn. Voor het aannemen van een gemeenschappelijke afkomst van beide skeletstukken zou m.i. slechts een kraakbenige continuïteit van coracoid en sternum kunnen pleiten; deze is evenwel niet aanwezig. Dat het nodig is, om als bewijs van een gemeenschappelijke afkomst, aan het kraakbenig stadium als het point de repère vast te houden, blijkt wel het duidelijkst, als we letten op het weinig gedifferentieerde prochondraalweefsel.

Bij de ontwikkeling van de klavikel reeds wees ik er op, dat het verdichte mesenchym, waaruit dit skeletstuk ontstaat, in structuur volkomen gelijk is aan het prochondrale weefsel van scapula en coracoid.

Om de „coracoidal origin” d.i. het, als één ononderbroken geheel, ontstaan van de vliezige schoudergordel en het borstbeen nader te bewijzen, meent Hanson⁸³ blz. 77 te kunnen volstaan met zich te beroepen op het onderzoek van T. J. Parker (1891) aan Apteryx-embryonen^{62 63} (zie literatuuroverzicht) en op de beschrijving en op de figuren, die W. K. Parker⁶⁴ (1868) geeft van het sternum van Vanellus cristatus, welke waarnemingen door H. geheel anders worden geïnterpreteerd dan door de onderzoekers zelf, die vasthielden aan de theorie van de kostale oorsprong.

Kan ik de door Hanson aangenomen theorie van de „coracoidal origin” van het vogelsternum dus niet bevestigen, de uitspraak van Paterson⁶⁹ (1904) blz. 9: „The coracoids are joined to the sternum at first directly” dient, naar uit de door mij bestudeerde preparaten bleek, in zoverre veranderd te worden, dat in het allerjongste stadium tussen beide skeletstukken zich een ongedifferentieerde mesenchymmassa bevindt (Pl. I. fig. 9).

Van een „kostaal” sternum, zoals door vrijwel alle onderzoekers vóór de publikatie van Paterson⁶⁹ in 1904 wordt aangenomen (zie literatuuroverzicht), kan men, zoals aan de doorsneden blijkt, evenmin spreken. Blijkt de onafhankelijkheid van de ribben al bij de eerste aanleg van het vliezig borstbeen, dat ontstaat ver rostraal van de uiteinden der mesenchymribben, en zijn bij het jongste, door mij onderzochte kipembryo (7 dagen, 12,5 mM.), waarbij een sternum was opgetreden, de beide voorste, nog vliezige, sternaalribben, hiermee niet één geheel, duidelijker nog wordt bewezen, dat er geen „Abgliederung” van een kostaal borstbeen heeft plaats gevonden, wanneer in de sternaalaanleg kraakbeen verschijnt, dat niet samenhangt met het ribkraakbeen.

Bestaat dus vroeg-embryonaal het borstbeen beiderzijds uit een plaat van verdicht mesenchym, die zeer smal is en die ventraal zich verliest in het losmazige celweefsel van de buikwand, waarin caudaal de aanleg eveneens zonder scherpe grens overgaat, bij de verdere groei verbreedt het zich in frontale

afmeting. De celmassa tussen het kraakbenige sternale einde van het coracoid en het borstbeen is kompakter geworden, maar de begrenzing van beide skeletstukken blijft duidelijk. Spoedig zien we nu aan elke helft van de oorspronkelijk dus eenvoudig gebouwde mesenchymplaat, dorsaal van de oorsprong van de m. sterno-coracoideus, de cellige aanleg van de processus lateralis anterior (proc. sterno-coracoideus s. praecostalis van Max Fürbringer^{18 19}) verschijnen, met het overige sternum één geheel zijnde; staartwaarts wordt de sagittale afmeting van de gehele aanleg steeds kleiner. Tegelijk treedt nu bij de kip, ventraal van de ribinserties, een andere uitgroeiing op van de sternaalaanleg, met de laatste breed samenhangend, de aanleg n.l. van de processus obliquus (trabecula lateralis van Max Fürbringer^{18 19}), tussen de ventrale ribuiteinden en de m. pector. maj. gelegen. Aan de cellige voortzetting van het borstbeen, dat reeds verder naar mediaal is gerukt, valt een afzonderlike mesenchymale aanleg van de processus lateralis posterior nog niet te onderscheiden. In dit stadium bereiken 4 kraakbenige ribben het sternum, zonder er evenwel continueel in over te gaan; de 5e rib is nog niet met de sternaalaanleg in kontakt gekomen. Aan mikroskeletten van oudere kipembryonen blijkt het af en toe voor te komen, dat de 5e rib nog het kraakbenige borstbeen bereikt. Gewoonlijk zijn er bij de kip 4 sternaalribben, bij de eend 6, in sommige gevallen 7; bij de spreeuw 5 en bij Haematopus 6. Miss Lindsay⁴⁸ daarentegen geeft aan (blz. 700), dat bij de kip op de 6e dag van de aanwezige 10 ribben, 9 verbonden zijn met de aanleg van het sternum; gedurende de 7e dag zou deze verbinding van de drie voorste atrophieën; terwijl nu de 10e in de loop van de 9e dag verdween, zou de 9e dikwels tot het eind van deze dag aan het borstbeen bevestigd zijn. Had reeds Sonies⁸⁰ in 1907 opmerkelijk gemaakt (blz. 20 en fig. 30) op het feit, dat, uitgezonderd aan atlas en epistropheus, bij de Vogels aan alle halswervels zelfstandige, kraakbenige ribrudimenten verschijnen, het blijkt, dat bij de kip van deze halsribben, de laatste twee het sterkst zijn ontwikkeld, zodat ze de indruk geven van kraakbenige praesternale ribben, waarvan slechts het dorsale gedeelte is aangelegd. Hetzelfde is duidelijk waarneembaar aan de mikroskeletten van eend en Haematopus, terwijl bij enkele spreeuw-embryos zich slechts één enkele

kraakbeenspanng als een beter ontwikkelde halsrib voordeed. Dat deze rudimentaire halsribben niet de proc. lat. ant. deden ontstaan (Gadow), is zeer duidelijk.

Een segmentering van het cellige sternum heb ik noch aan frontale, noch aan sagittale sneden kunnen waarnemen; evenmin was dit aan dwarse seriecoupes te zien.

Nog in de loop van de 7e dag treedt er in het skeletstuk kraakbeen op; het eerst was dit te zien aan een embryo van 15 mM. Ook nu blijkt er niets van een segmentsgewijs optreden; bijna gelijktijdig worden sternum en proc. lat. ant. kraakbenig; de laatste is door een smalle brug van kraakbeen met de rest van het borstbeen verbonden. Het caudale mesenchymale einde hiervan vertoont een differentiëring; men kan er n.l. aan onderscheiden een cellige proc. lateralis posterior (lateral xiphisternal process W. K. Parker⁶⁴; trabecula intermedia Max Fürbringer^{18 19}), die blijkbaar de direkte voortzetting vormt van het de-ribben-dragende-gedeelte; hiervan gaat uit de proc. obliquus, die iets later kraakbenig wordt dan de proc. lat. post. Steeds bestaat het borstbeen nog uit twee gescheiden helften. De gepaarde aanleg van de crista is duidelijk te zien, zowel aan embryos in toto (Pl. I, fig. 11) als aan doorsneden (Pl. I, fig. 12); de kam treedt dus al op vóór de vergroeiing van beide helften en is steeds één geheel met het overige kraakbenige skeletstuk. Volgens Miss Lindsay⁴⁸ echter, zou de crista eerst na de vergroeiing en juist tengevolge hiervan ontstaan en wel in de richting van boven naar beneden (pag. 701). In strijd met deze opvatting houdt ze een kraakbeenprodukt, voorkomend bij drie kipembryos van de 7e dag, dorsaal van de verbinding der klavikels en distaal in het niveau van de pericardiaalholte liggende (Plate XLV, fig. 4 en 5) voor een zelfstandig kraakbeencentrum van de crista sterni. Aan geen mijner preparaten kan ik deze waarneming bevestigen.

De kraakbeenhelften, die elkaar hoe langer hoe meer genaderd zijn naar het mediaanvlak toe, beginnen gedurende de 9e dag te vergroeien; dit gebeurt het eerst in het meest dorsaal, tussen de beide kraakbenige coracoideae, gelegen gedeelte; de crista is nog duidelijk gepaard; de twee delen zijn verbonden door mesenchym over de gehele lengte van het borstbeen (Pl. II, fig. 13). De ribben zijn van het sternum

scherp gescheiden; in dit stadium is ook de proc. obliq. kraakbenig geworden.

In de loop van de 10e dag wordt ook de crista één kraakbenig geheel; aan een mikroskelet van dit stadium is de gepaarde aanleg, die gedurende deze dag verdwijnt, evenwel nog duidelijk. De plaats, waar de ribben insereren, wordt duidelijk door een klein kraakbeenuitsteeksel. Zo is op de 11e dag bij de kip het kraakbenige sternum voltooid (Pl. II, fig. 14).

Afgezien van het ontbreken van de proc. obliq., en het aanwezig zijn van een groter aantal sternaalribben, is bij eendembryonen de ontwikkeling van het borstbeen dezelfde als bij de kip. In geen enkel stadium is er een direkte samenhang van het kraakbeen van ribben en sternum.

Ook bij een kipembryo van 14 dagen is het me niet gelukt een episternum in aanleg te zien, evenmin bij dat van een eend van 13 dagen.

Sinds L'Herminier³⁶ (1830) aan het borstbeen negen beencentra zag, in drie rijen onder elkaar gelegen, hebben latere onderzoekers telkens getracht delen van het vogelsternum te homologiseren met die van het borstbeen der Zoogdieren. W. K. Parker⁶⁴ (1868) b.v. spreekt van een pro-, meso-, en een xiphisternum; Max Fürbringer⁴⁹ (1902) van costosternum en xiphosternum; Lindsay⁴⁸ (1885) van costal sternum en metasternum; Gadow (1894) van een „primäres (costales) Sternum” en sekundäres oder Metasternum. Waar nu, zowel de bouw van het skeletstuk als de ontwikkeling van de onderdelen bij beide klassen der Vertebraten dergelijke verschillen aanwijst, waar men bij de Vogels onmogelijk op goede gronden een manubrium en een mesosternum kan onderscheiden, blijkt, dat de gelijknamige delen geen analogie vertonen.

Beschouwen L'Herminier³⁶ en Parker⁶⁴ de drie rijen van beenkernen als de verschillende onderafdelingen, Max Fürbringer⁴⁹ noemt het costosternum, het met coracoid en ribben verbonden deel, terwijl hij het vrij in de buikwand eindigende gedeelte, in navolging van Parker, Xiphosternum noemt; deze nomenclatuur wordt aangenomen o.a. door Lindsay⁴⁸, als costal sternum en metasternum. Volgens Gadow (Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs Abt. VI Vogel.) zouden de proc. lat. anteriores beantwoorden

aan het manubrium, de proc. lat. posteriores aan de proc. xiphoideus der Zoogdieren.

Reeds in 1898 verzet *Gegenbaur*²⁷ zich tegen de homologie van het xiphisternum der Vogels (volgens *Parker*) en dat van Zoogdieren en Reptielen, daar niet het gehele caudale deel als een afsplitsingsprodukt van ribben zou zijn op te vatten, zoals bij de andere Vertebraten.

Kan men nu aan de beenkernen, die *Parker* als diagnostikum gebruikte, niet die phylogenetische waarde toekennen, die hij er aan hecht, daar bij Vogels en Zoogdieren het borstbeen een verschillende funktie heeft en er dus ook verschillende ossificatiecentra kunnen optreden, ook de ontwikkeling van het kraakbenige vogelsternum bewijst de onjuistheid van de nomenclatuur. Een onderverdeling in rostro-caudale richting zien we niet; als direkte staartwaartse voortzetting van het de-ribben-dragende deel, kan men, zoals we zagen, de proc. lat. post. beschouwen. Deze verschilt evenwel van de proc. xiph. der Zoogdieren, wat zijn ontwikkeling aangaat. (zie aldaar).

Literatuuroverzicht:

Hebben over de ontwikkelingsgeschiedenis van het borstbeen der Zoogdieren talrijke verhandelingen het licht gezien, dat der Vogels is nog betrekkelijk weinig bestudeerd, ofschoon de verhouding ten opzichte van coracoid en klavikel, zowel als ten opzichte van de ribben, een volledige studie mogelijk maakte. De eerste mededeling dienaangaande danken we aan *von Baer*⁶ (1828). Op blz. 109 zegt deze n.l.: „..... entsteht das Brustbein als eine kurze und breite Platte, ohne Spur von Kamm. Ich konnte nicht bemerken, dasz sich dieser Knorpel aus zwei Hälften bilde.” *Rathke*⁷¹ (1838) is het, die ons meedeelt, dat bij Vogels en Zoogdieren het sternum oorspronkelijk bestaat uit twee onafhankelijke elementen, die van rostraal naar caudaal vergroeien. Dat *Rathke* deze als „Abgliederungsprodukte” van ribben voorstelt, zoals *Ruge* (1880)⁷⁵ het doet voorkomen, blijkt uit geen zijner geschriften^{71 72 73 74}. Naar aanleiding van het sternum van *Anguis fragilis*⁷² zegt hij § 17. blz. 24: „Es kann demnach wohl keinem Zweifel unterliegen, dasz bei den Blindschleichen

die beiden Seitenhälften des Brustbeins nicht wie bei den Eidechsen, Krokodillen, Vögeln und Säugethieren der Fall ist, dicht unter den Rippen entstehen und sie mit einander in verbindung setzen, sondern sich fern von den Rippen bilden."

In zijn „Lehrbuch der vergleichenden Zoötomie, 1834" maakt Carus (blz. 109) een onderscheid tussen het Rippensternum, dat de ribben draagt, en het Schultersternum, de crista, die volgens hem te vergelijken is met het middenstuk van de episternum der Sauriërs; aan het uiteinde van de furcula zou nog vaak een zelfstandig beenstukje gevonden worden, dat een klein, afzonderlik sternum zou moeten voorstellen: bewijzen voor deze meningen geeft Carus niet.

Een groot aantal beschrijvingen en afbeeldingen van gevorderde ontwikkelingsstadia, danken we aan W. K. Parker⁶⁴ (1868), Pl. XV, fig. 1, Pl. XVII, Pl. XXV. Hoewel hij niet de nadruk legt op de kostale afkomst, blijkt uit latere publikaties duidelijk, dat hij deze aanneemt^{65 66}.

Het is aan de waarnemingen van Goette²⁹ (1877) en van Hoffmann³⁸ (1879) te danken, dat meer licht, zij het dan ook niet het juiste, werd gebracht in de ontwikkeling van het vogelborstbeen. Eerstgenoemde komt bij de kipembryos tot de overtuiging (blz. 551 en 558), dat het waarschijnlijk (blz. 558) enerzijds, evenals bij Zoogdieren en Reptielen, ontstaat uit de met elkaar verbonden uiteinden der ribben (de kostale sternaalplaat dus), anderzijds uit het episternum, dat, zich van de klavikels afsplitsende, de crista sterni vormt; beide, ontogeneties dus zeer verschillende, elementen zouden gepaard worden aangelegd. Uit elk van de gepaarde episternaal-helften zou weer ontstaan: 1°. de crista, die in samenhang met de sternaalplaat kraakbenig werd en 2°. het ligam. sterno-claviculare (fig. 19, 20, 23).

Wat Goette voor waarschijnlijk houdt, wordt door Hoffmann met zekerheid gekonstateerd, n.l. de kostale afkomst en wel bij embryos van *Turdus musicus* en *Falco tinnunculus* (blz. 86 en Taf. VIII, fig. 1, 2 en 3). Terwijl Goette bij de kip beschrijft, dat de „Episternalfortsätze" vergroeien met de overeenkomstige helften van het borstbeen, om later, wanneer deze in de mediaanlijn versmelten, de crista te vormen, ziet Hoffmann bij *Corvus monedula* en *Falco tinnunculus* (blz. 89), dat de, uit het episternum ontstane, crista pas na

vergroeiing van beide sternaalhelften, hiermee één geheel vormt (Taf. VII, fig. 14 en 15).

Zegt *Gegenbaur*²¹ in 1859, dat de crista het equivalent is van het episternum van Reptielen en Monotremen, in 1865 wijzigt hij²⁴ zijn mening; borstbeen en kam zouden als één geheel worden aangelegd, al zou het mogelijk zijn, dat de crista was ontstaan uit een voorouderlik episternum, dat, langzamerhand nauwer met het overige borstbeen verbonden, hiermee tenslotte tot één gemeenschappelijke aanleg zou worden (blz. 51); met het episternum der Sauriërs zou overeenkomen²⁴ de „senkrechte Mittellamelle” (blz. 27). In 1898 houdt hij²⁷ het voor niet onwaarschijnlijk, dat deze membraan ontstaat uit een distale rest van het procoracoid (blz. 493).

*Harting*³⁴ (1862) meent het episternum der Vogels te moeten zoeken in het systeem van ligamenten tussen furcula, coracoid en sternum, met de beenuitsteeksels, waaraan ze bevestigd zijn. Hij onderscheidt (blz. 17): 1° een lame médiane postérieure (senkrechte Mittellamelle van *Gegenbaur*); 2° een lame horizontale médiane antérieure (dat soms ontbreken kan); 3° twee lames latérales (ligg. coraco-claviculaire). Het lig. sterno-claviculaire van *Goette* zou door 1° en 2° worden gevormd. Deze, alleen op een vergelijkend-anatomies onderzoek berustende, mening, absoluut geen rekening houdend met de ontwikkelingsgeschiedenis, heeft weinig ingang kunnen vinden. Slechts *Lühdér*⁵⁰ schijnt *Harting* in zijn interpretatie (blz. 338) te zijn gevolgd (1871), evenals *Selenka* (blz. 61) in de osteologie der Vogels in *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*. VI. Abt. Vögel. 1891.

Geheel andere opvattingen hebben *W. K. Parker*^{64 65 66} en *Huxley*. Het distale gedeelte van de furcula noemt *Parker* „interclavicle” (= episternum); dit zou zich voordoen als een ongepaarde, zelfstandige beenkern in het kraakbeen van het „distal precoracoid” en deze verbening zou als een ankylose de beide klavikels verbinden. Bij *Opisthocomus cristata*⁶⁶ is dit een zelfstandig beenplaatje (blz. 64), dat de verbinding bewerkstelligt met de ventrale vlakke van het borstbeen.⁶⁴ (Pl. 9—11). In „*Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Thier-Reichs*” blijkt *Gadow* (blz. 967) dezelfde opvatting te hebben.

Huxley daarentegen in zijn „*Manual of the anatomy of*

vertebrated animals. 1871", meent, dat de „interclavicle" gerepresenteerd wordt door het mediane deel der furcula (blz. 248), dat verder naar distaal zou kunnen groeien; hij noemt het hypocleidium.

In tegenstelling hiermee vat Miss Lindsay⁴⁸ (blz. 702) dit mediane stuk van de furcula niet op als een voorouderlijk episternum, maar ziet er eenvoudig een verlenging in van dat skeletdeel; vandaar de naam: median furcular apophysis. Het bestaan van een „interclavicle" bij Vogels wordt door haar ontkend. Geheel onder de invloed van de pas verschenen publikaties van Ruge⁷⁵ in 1880 en van Albrecht² in 1884 over de kostale oorsprong van het borstbeen bij de Zoogdieren, neemt zij een dergelijke genese aan voor dat der Vogels (1885), ofschoon haar beschrijving van de ontwikkeling bij de gans⁴⁸ (blz. 705 en 706), waar in het begin het sternum niet met de ribben samenhangt, haar het tegendeel had kunnen doen besluiten. Ziet Lindsay in het jongste stadium bij *Sula alba* beide sternaalbanden aangelegd, ventraal daarvan de kam afzonderlijk verschenen (blz. 705. Pl. XIV, fig. 14) en pas één geheel vormend met het borstbeen, wanneer de beide helften vergroeien, zij beschouwt niettemin, evenals haar landgenoten Parker en Huxley de crista als een uitgroeiing van het sternum, wat ook de mening is van Lühder⁵⁰, (1870), van Zehntner⁶⁷ (1890) en in latere jaren van Paterson⁶⁰ (1904).

Laatstgenoemde verwerpt de heersende opvatting van het kostale sternum der Vogels, zoals hij enige jaren te voren bij de Zoogdieren⁶⁷ had gedaan. De ribben, eerst vrij van het cellige borstbeen, zouden sekundair, als dit kraakbenig was geworden, er mee versmelten⁷⁰ (blz. 9 en 10. Pl. III, fig. 27 en 28). Wat zijn mening is, aangaande het episternum, valt uit de publikaties niet op te maken.

De interclavícula, volgens Max Fürbringer¹⁰ bij Vogels waarschijnlijk niet voorkomend en door Zehntner⁶⁷ (1890) bij embryos van *Cypselus melba* niet waargenomen, zou naar Kulezycki⁴⁵ (1901) vermeldt, bij de kip worden gerepresenteerd door de proc. interclavicularis met het lig. sterno-claviculare.

Van belang zijn de waarnemingen van T. J. Parker^{62 63} aan *Apteryx*-embryonen. Ofschoon zonder kritiek de kostale

oorsprong van het sternum aannemend, zegt hij⁶² (blz. 87): „...In the earliest stage in which the sternum is present it extends backwards to the level of the third thoracic rib; the first two ribs are united to it by joints, the third loosely attached by connective tissue” en (op blz. 113) „...there is the normal number of four sternal ribs in connection with the sternum. These facts seem to show that the costal sternum does not originate of the ventral ends of all four sternal ribs, but that it extends backwards independently of the third and fourth ribs, meeting them in turn and becoming united with them by joints.” Is dit voor hem het bewijs, dat „the relation of the shouldergirdle to the sternum is altogether secondary and forms no part of the axial skeleton, as the Transcendentalists vainly teach”, zoals we reeds zagen worden deze waarnemingen door H a n s o n (1920) gebruikt, om de afkomst van schoudergordel en sternum van dezelfde basis te bewijzen.

HOOFDSTUK IV.

Een abnormaal sternum bij een kipembryo.

Hoewel abnormaliteiten en anomalieën van het borstbeen bij de mens en bij de Zoogdieren veelvuldig zijn beschreven, vond ik in de door mij geraadpleegde literatuur slechts twee gevallen vermeld van abnormale sterna bij Vogels. Zo beschrijft Miss L i n d s a y⁴⁸ bij een kipembryo van 6 dagen een abnormaal uitsteeksel aan het sternum, vóór het coracoid (blz. 701 en Pl. XIV. fig. 10); G a d o w (1894) wijst op blz. 952 van B r o n n 's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs VI, Abt. Vögel, op een, in het museum te Cambridge aanwezig skelet van een halfvolwassen eend, waar de beide sternaalhelften niet zijn vergroeid.

De door mij waargenomen afwijking werd gevonden bij een kipembryo van 10 dagen, lang 25 mM.

Het rostrale deel van de ongepaarde crista vertoont beiderzijds een, direkt onder de huid gelegen, kraakbeenvleugel (Pl. II, fig. 15). Aan elk dezer vleugels ontspringt de m. pector.

maj.; de oorsprong van de *m. supracoracoideus* (Max Fürbringer¹⁰) is aan weerszijden van de crista (Pl. II, fig. 15).

Distaal gaat de oorsprong van de *m. supracoracoideus* die van de *m. pector.* hoe langer hoe meer verdringen, tot deze nog juist met enkele van zijn vezels van het meest laterale deel van de kraakbeenvleugel van de crista komt (Pl. II, fig. 15 en 16).

Caudaal gaat het lateraal gelegen stuk van elk der vleugels zelfstandig, als een kraakbenige processus dus, verder: het mediale deel daarentegen wordt, nog in het niveau van het coraco-sternaal gewricht, opgenomen door het kraakbenige borstbeen, dat geen crista op zijn ventrale vlakte bezit (Pl. II, fig. 16).

Zowel de *proc. lat. ant.* als de *proc. lat. post* en de *proc. obliq.* zijn normaal ontwikkeld en kraakbenig. Vier kraakbeenribben bereiken het sternum.

De oorsprong van de *m. pector. major* omringt distaal hoe langer hoe meer die van *m. supracoracoideus*, welke zich beperkt tot het laterale, zelfstandig geworden deel van de kraakbeenvleugel.

TWEEDE AFDELING.

ZOOGDIEREN.

HOOFDSTUK I.

De aanleg der extremiteitengordels.

Omgekeerd als bij de Vogels, blijken bij de Zoogdiëren de voorste extremiteiten iets eerder kraakbenig te worden dan de achterste. Zo is bij een embryo van *Talpa europea* van 8 mM., waar de bekkengordel nog geen kraakbeen bezit, dit reeds opgetreden in scapula, humerus en antibrachium Pl. II, fig. 17). Van de voorste ledematen wordt het eerst de humerus aangelegd; pas in een volgend stadium, vrijwel tegelijk met de radius en de ulna, verschijnt de scapula.

Bij dieren met een goed ontwikkeld acromion, zoals b.v. het konijn en de rat, wordt dit steeds, vóór er nog sprake is van een kraakbenige crista, als een kraakbenig uitsteeksel van de scapula, waarmee het dus één geheel is, aangelegd in den vorm van een smalle, dunne, sierlik gebogen kraakbeenspanng (Pl. II, fig. 18).

Van de plaats, waar het acromion aan het schouderblad zit, treedt later bij verdere groei, in de richting van de margo vertebralis scapulae een, iets naar caudaal verlopende, kraakbeenverdichting op, de aanleg van de spina scapulae, welke, behalve bij het konijn en de rat, ook duidelijk is bij de egel, de mol, de cavia, de kat, het rund, het paard en het varken. Deze ontstaat dus geheel anders dan de spina scapulae der Marsupialiërs, die volgens Broom⁹⁻¹⁰ als een bindweefselverbeening zou optreden.

Dat het coracoid der Zoogdieren ook in kraakbenige toestand als een zelfstandig element wordt aangelegd, is reeds in 1904

door Noordenbos⁵⁹ aangetoond bij het rund, het konijn en het varken (blz. 75). Het blijkt evenwel, dat deze belangrijke waarneming niet voldoende bij de tegenwoordige onderzoekers bekend is. Zo schijnt Hanson³¹⁻³³ (1920) niet alleen met deze ontdekking onbekend te zijn, maar hij meent zelfs te kunnen aantonen, dat bij het varken het coracoid van het begin af, zijn zelfstandigheid heeft verloren³¹ (blz. 197). Ook in zijn jongste publikatie⁹⁰ (November 1920) ziet hij (blz. 330) bij embryos van *Didelphys virginiana*, een in Amerika levende vertegenwoordiger der Buideldieren, „the coracoid is a solid bar of mesenchyme and later of young cartilage cells, extending without sutures from the clavicle and the first rib (figs. 1 and 2); een zelfstandige kraakbeen-aanleg zou volgens Hanson ook bij de Opossum dus niet voorkomen.

Behalve bij de door Noordenbos bestudeerde dieren, vond ik een zelfstandig aangelegd kraakbenig coracoid ook bij de kat, de rat (Pl. II, fig. 18) en bij de egel. In alle gevallen vergroeit het spoedig na zijn verschijnen met de kraakbenige scapula en verliest daardoor zeer snel zijn zelfstandig karakter. Hetzelfde zien we bij Selachiërs; ook hier worden coracoid en scapula als kraakbeen afzonderlik aangelegd, hetgeen me door prof. van Wijhe aan embryos van *Acanthias* werd gedemonstreerd. Fig. 19, Pl. II, is een afbeelding van een *Acanthias*-embryo (den Helder) van 43 mM.; we zien coracoid en scapula duidelijk als zelfstandige kraakbeenstukjes. Dit is reeds zichtbaar aan een embryo van 38 mM. (volgens de „Normen-tafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Zwölftes Heft. Normalplates of the development of *Squalus Acanthias* by Richard E. Seamm on zou in het stadium van 37 mM. nog geen kraakbeen zijn opgetreden!); bij een exemplaar van 82 mM. zijn scapula en coracoid aan elke kant vergroeid en beide helften van de schoudergordel zijn één kraakbenig geheel, een zelfstandig kraakbenige suprascapula zien we dan eveneens verschenen.

Een kraakbenig procoracoid heb ik bij zoogdieren aan mijn preparaten niet kunnen zien. Hanson⁹⁰ houdt de proc. coracoid. van de mens voor het precoracoid der fossiele Reptielen uit de Perm-formatie, op grond van deze vergelijking (blz. 338) „the precoracoid of Permians = coracoid of living

Reptiles = coracoid of Monotremes = coracoid of Marsupials = coracoid process of Man.

Van de achterste extremiteiten verschijnt het eerst het femur; later, wanneer tibia en fibula zijn opgetreden, wordt het ilium aangelegd. Vervolgens verschijnt een zelfstandig kraakbenig ischium en daarna, tenminste bij het konijn, een zelfstandige kraakbeenaanleg voor het os pubis. Na vergroeiing vormen deze drie elementen het acetabulum. De volgorde van het optreden is dus volkomen gelijk aan die bij de Vogels.

Voor een literatuuroverzicht wordt hier verwezen naar het eerste hoofdstuk van de afdeling Vogels.

HOOFDSTUK II.

Clavicula.

De aanleg van een, in volwassen toestand goed ontwikkeld sleutelbeen, werd bestudeerd aan op elkaar volgende stadia van embryos van *Erinaceus europ.* en *Talpa europ.* Eveneens werden enige exemplaren onderzocht van de kat, het konijn, de *Cavia*, *Sorex* en *Tarsius spectrum*; die van beide laatstgenoemde waren afkomstig uit de verzameling van het Hubrecht-laboratorium te Utrecht.

Aan een konijnenembryo van 11 dagen, lang 11 mM., blijkt duidelijk een mesenchym-samenhang te bestaan tussen klavikel en schouderblad; deze samenhang geeft ons evenwel niet het recht een konklusie voor de genese van het skeletstuk te trekken, zoals door sommige der vroegere onderzoekers zoals b.v. Hoffmann³⁸ is gedaan.

Bij een embryo van de egel van 12 mM., waar de scapula nog niet kraakbenig is, verschilt de histologische structuur van het sternale en die van het acromiale gedeelte van de klavikel zeer belangrijk. Beantwoordt het eerste in bouw volkomen aan het weefsel, dat de scapula vormt, en zouden we het dus „Vorknorpel” kunnen noemen, het acromiale stuk is armer

aan cellen. Deze liggen verspreid in groepjes, ingesloten door een homogeen hyalien weefsel, dat geen kraakbeenreactie vertoont; het is de aanleg van de beenkern. Bij een exemplaar van 15 mM. blijkt het sternale „Vorknorpel” tot kraakbeen te zijn geworden. In dit stadium is er lateraal aan de beenkern een celmassa aan de klavikel geaddeerd, in histologies opzicht volkomen gelijkend op een voorstadium van kraakbeen, dat er bij verdere ontwikkeling, wanneer het sterk in de lengte is gegroeid, ook uit ontstaat. Dit is bij de egel het eerst te zien aan een embryo van 22,5 mM. Wat de tijd van optreden van dit kraakbeenelement aangaat, verschilt het dus belangrijk van het sternale stuk, dat al veel vroeger kraakbenig is geworden. Ook Fawcett¹⁶ (1913) vond bij mens-embryos (blz. 32, fig. 6) een aanzienlijk tijdsverschil in de aanleg van het kraakbeen in het sternale en in het acromiale deel. Van een kraakbenige samenhang van klavikel en scapula is in geen enkel stadium sprake.

Een scherpe grens tussen het been en de kraakbeencomponenten is er niet. Het kraakbeen van het mediale stuk wordt aan de periferie omgeven door een perichondraal gevormd beenlaagje (Pl. II, fig. 20), dat samenhangt met de oorspronkelijk aanwezige beenkern (egel-embryo van 15 mM.). Het kraakbeen is hier van een eigenaardige structuur; het is armer aan cellen, de kernen zijn onregelmatiger gevormd; het bevat minder tussensubstantie dan dat van de humerus b.v.; het geheel maakt dezelfde indruk als het kraakbeen van de omgevende skeletstukken, even voor en gedurende de verbening (Pl. II, fig. 20).

De laterale komponente van het sleutelbeen is door een ongedifferentieerde celmassa verbonden met het acromion. Het lig. coraco-claviculare, reeds bij het embryo van 15 mM. duidelijk aanwezig (Pl. II, fig. 20), is niet met het sternale deel verbonden, zoals Fitzwilliams¹⁷ (1910) meent te hebben gezien, maar met het acromiale gedeelte.

Zonder scherpe grens gaat het kraakbeen van de sternale komponente mediaal over in een celrijk, niet-kraakbenig weefsel, dat aan zijn periferie geen perichondrale verbening meer vertoont. Het lig. interclaviculare is reeds in het jongste stadium aangelegd als een verbinding van het perichondrium van de skeletstukken van rechts en links.

De lengtegroei van de klavikel geschiedt nu verder ten koste van de beide kraakbeenelementen; het laterale, in z'n acromiaal einde duidelijk het jongst, ondergaat daarbij een perichondrale verbening (Pl. II, fig. 21). Beide vertonen ze dus een primaire ossificatie, in tegenstelling met het direkt benig verschenen element. Steeds vormt deze beenkern de grens tussen beide, zodat het laterale en het mediale kraakbeen in geen enkel stadium een direkte samenhang laten herkennen.

De klavikels reiken ventraalwaarts ver naar beneden, dorsaal achter het manubrium; ze gaan bijna tot aan het mediaanvlak en zijn van elkaar gescheiden door een zeer losmazig bindweefsel, waarin enkele bloedvaten verlopen. Oorspronkelijk zijn ze met het kraakbenige manubrium verbonden door een mesenchymmassa, die zich pas laat differentiëert. Zowel ventraal als dorsaal hangt het perichondrium van klavikel en sternum samen en tussen beide lagen van spoelvormige elementen is bij een embryo van 30 mM. de gewrichtsholte van het sterno-claviculair gewricht verschenen. Bij dit exemplaar van *Erinaceus*, het oudste stadium, dat tot mijn beschikking was, is geen meniscus in het gewricht aanwezig; van een aanleg hiervan kon ik niets waarnemen, hoewel R. Anthony³ (1898) bij volwassen exemplaren een kraakbeenelement vindt, volgens hem van episternale oorsprong (blz. 86).

Bij *Talpa europea* is de ontwikkeling in hoofdzaak dezelfde als bij de egel; op sommige punten is er echter verschil waar te nemen. Ook hier zien we, terwijl de beenvorming begint, mediaal, ongeveer tegelijk met het optreden van de kraakbenige crista sterni, een kraakbeenelement in de aanleg van de klavikel verschijnen, niet continueel met het sternum (Pl. II, fig. 22). Ook hier wordt het acromiale deel van de aanleg pas in een ouder stadium kraakbenig; het gelukte me, dit laterale element voor het eerst te zien aan doorsneden van een embryo van 15 mM. en aan een mikroskelet van een exemplaar van 15,5 mM. (Pl. II, fig. 23). Evenals bij de egel ontbreekt een kraakbenige samenhang tussen het laterale en het mediale element. De beenkern gaat ook bij de mol aan zijn uiteinden zonder scherpe grens over in het kraakbeen, dat zowel enchondrale als perichondrale verbening ondergaat. Het acromiale kraakbeen groeit ventraalwaarts van de beenkern, waardoor deze dan a.h.w. meer dorsaal komt te liggen. Hoewel het laterale

element bij verdere ontwikkeling dus het mediale nadert, blijkt toch geen versmelting van beide plaats te grijpen. In het oudste stadium, dat ik kon bestuderen, een mikroskelet van een exemplaar van 44 mM., is van beide kraakbeenkomponenten nog slechts een dun laagje over, als bedekking van het zeer sterk in frontale richting ontwikkelde beenelement (Pl. II, fig. 24).

Aan doorsneden gelukte het me niet, de aanleg van een lig. interclaviculare waar te nemen.

Geheel anders dan bij *Erinaceus*, verhoudt zich bij *Talpa* het acromiale deel van het sleutelbeen ten opzichte van het schouderblad. Is bij een egel-embryo van 30 mM. de klavikel in z'n meest craniaal gelegen deel nog met het acromion verbonden door een ongedifferentieerde mesenchym-massa en heeft de verbinding met de kop van de humerus geen morphologische betekenis, bij de mol blijkt een gewrichtsholte te zijn aangelegd tussen de klavikel en het meest rostraal gelegen deel van de brede humerus (Pl. III, fig. 25). Het schoudergewricht ligt meer caudaal; het laterale gedeelte van het sleutelbeen is door een lang ligament verbonden met het acromion (Pl. III, fig. 25).

Wincza⁸⁴ (1890) gelukte het (blz. 649 en 651; fig. 1—8. Taf. XXIV) bij embryos van het schaap en het rund een transitoir been-rudiment als aanleg van de klavikel waar te nemen. Evenmin als hij een dergelijk rudimentair skeletstuk kon aantonen bij varkensembryos, kon ik dit vinden bij de door mij bestudeerde exemplaren.

Bij de kat, het konijn en de cavia, bij welke in volwassen toestand het sleutelbeen meer of minder rudimentair is, is in de ontwikkeling geen kraakbeen waarneembaar; slechts het beenelement is als een direkte ossificatie aanwezig, met sternum en scapula in verbinding staande door bindweefsel.

Kort samengevat is de ontwikkeling van de klavikel de volgende:

Er treden op één beenkern en twee kraakbeenkomponenten, waarvan de laterale pas laat verschijnt; deze kraakbeenelementen zijn in geen enkel stadium continueel met coracoid of scapula.

De resultaten van mijn onderzoek zijn dus andere dan die van Goette²⁹ (1877), die ook *Talpa* en *Lepus* bestudeerde

en hierbij een centrale kraakbeenlaag waarnam, die primair verbeende. Hoffmann³⁸ (1879) zou dit bevestigen door zijn onderzoek aan embryos van Buideldieren en Insectivoren. Nemen deze onderzoekers dus een klavikel aan, die als één kraakbenig geheel ontstaat, Gegenbaur^{23 24} beschrijft bij de mens een kraakbeenaanleg, die in het midden direkt verbeent, een metaplasie dus. Dit zou volgens G. wijzen op het ontstaan van het sleutelbeen uit het kraakbenige procoracoid en de hierop als dekbeen aangelegde en er mee ver-groeiende klavikel.

Zoals reeds werd gezegd, blijkt er in geen ontwikkelings-stadium een weefselkontinuiteit tussen het kraakbenig coracoid of scapula en het sleutelbeen te bestaan; het laterale kraak-beenelement treedt zelfs belangrijk later op dan de sternale komponente en de beenkern; een bindweefselmembraan, die de grens tussen de dermale klavikel en het kraakbenige procora-coid aangeeft, zoals Gegenbaur, tegenover Goette, aan-neemt bij de Anuren, is bij de door mij bestudeerde embryos van Zoogdieren niet te zien. Op deze gronden is het m. i. der-halve moeilijk bij de Zoogdieren een procoracoid-element in de aanleg van de clavicula aan te nemen, ofschoon de kraakbeen-elementen bij de Placentalia de indruk zouden kunnen geven van een degenererend procoracoid, dat, in het midden te gronde gegaan zijnde, aan de uiteinden is blijven bestaan, maar niet meer met het coracoid of de scapula één kraakbenig geheel is.

De afwijkende ontwikkeling maakt de beoordeling van de genese van het sleutelbeen der placentale Zoogdieren tot een uiterst lastig probleem. Om tot een oplossing te geraken, kunnen we hierbij uitgaan van drie zeer verschillende standpunten:

- 1e. Zou het mogelijk kunnen zijn, dat de aanleg oorspronke-lik één kraakbenig geheel is geweest, en dat de beenkern een slechts aan de Zoogdieren eigen produkt is, dat hier weliswaar geen kraakbenig voorstadium bezit, maar op vergelijkend-anatomiese gronden wel een dergelijke aanleg moet hebben gehad; dit zou dan een toestand zijn, zoals volgens Gaupp²⁰ (1901) voorkomt in de ontwikkeling van het chondrocranium (blz. 925 en 926), waarbij, in de individuele ontwikkelingsgeschiedenis, periostale verbeningen geen kraakbeenaanleg meer

vertonen, waar deze volgens de phylogenese aanwezig zou moeten zijn.

- 2e. Zou het beenelement in werkelijkheid het rudiment van de dermale klavikel der Reptielen kunnen zijn, waaraan sekundair, mediaal en lateraal, kraakbeen zou worden geaddeerd, welke beide componenten dus geheel nieuw en op zich zelf staande bij de Zoogdieren optreden.
- 3e. Zou de clavicula der Zoogdieren een skeletstuk zijn, dat bij de overige Vertebraten geen homologon heeft en pas bij de hoogste klasse wordt aangelegd, m.a.w. het sleutelbeen der Zoogdieren zou niet homoloog zijn aan het gelijknamige skeletstuk der Reptielen.

Beschouwen we ieder van deze drie mogelijkheden nader. Aangaande het onder 1^o genoemde valt op te merken, dat Broom⁸ (1899) en Watson⁸¹ (1918) bij embryos van Buideldieren een direkte bindweefselverbening waarnamen, hiermede dus weerleggend wat Goette en Hoffmann vonden. Bij Lacertilia en Rhynchocephalia ontbreekt een kraakbeenaanleg in de ontwikkeling; dit wordt door alle onderzoekers bevestigd: Goette²⁹ (1877), Hoffmann³⁸ (1879), Wiedersheim⁸² (1892), Max Müller⁵⁸ (1900), Schaudinsland²⁷ (1900). Ook bij de Vogels wordt de furcula uitsluitend sekundair-benig aangelegd. In overeenstemming hiermee zullen we bij de Zoogdieren ook verwachten, dat de klavikel als dekbeen optreedt. Voor deze opvatting zou dan nog pleiten, dat het beenelement geen periostale ossificatie vertoont; het verbeningsproces beantwoordt histologies aan de aanleg van de sekundaire beenderen van het kopskelet. Bevestigd zou de dermale oorsprong nog worden door het werk van Broom⁸ en Watson⁸¹. In verband hiermee blijft het dan een open vraag, op welke wijze en waarom bij de hogere Zoogdieren de clavicula zijn sekundair-benige acromiale en sternale delen verliest, welk verlies wordt gecompenseerd door toevoeging van twee primair verbenende kraakbeenstukken. Morphologies is deze moeilijkheid evenmin opgelost als het optreden van kraakbeen in de kallusmassa van een gebroken pijpbeen-diaphyse van een volwassene, waar toch elk spoor van kraakbeen ontbreekt. Zou men in dit geval nog kunnen denken aan „versprengte Keime”, bij de ontwikkeling

van de dekbeenderen van de schedel (b.v. de jukboog) zijn deze uit te schakelen en ook hier ontwikkelt zich na fracturen kraakbeenhoudende kallus. (Koller. Inaug. Diss. Zürich 1896).

Naar aanleiding van het sub 3^o genoemde, moet ik opmerken, dat het m.i., op de reeds aangegeven gronden, niet mogelijk is de klavikel der Zoogdieren te vergelijken met het procoracoid. De overeenkomst tussen het sleutelbeen van de hogere Zoogdieren en dat der Marsupialia is duidelijk, evenals die tussen de gelijknamige skeletdelen van Monotremen en Buideldieren. Ontstaat nu, volgens Broom en Watson, bij laatstgenoemde dieren de clavicula als dekbeen, dan is, ook wat de ontwikkeling aangaat, de homologie van de klavikel der Sauriërs en der Marsupialia duidelijk. Het ware wenselijk, dat een onderzoek aan Monotremen-embryos ons in staat stelde, ook de resultaten hiervan voor de vergelijkende embryologie te gebruiken.

Verdere argumenten voor de homologie van de clavicula van Reptielen en Zoogdieren zouden nog zijn:

- a. de ligging ten opzichte van het acromion en het sternum;
- b. de oorsprong van de m. m. deltoideus, sterno-cleido-mastoideus en pectoralis van het skeletstuk.

Wat de sub 2^o vermelde mogelijkheid betreft, het beencentrum treedt niet alleen op in de aanleg van in volwassen toestand goed ontwikkelde claviculae, maar ook in de ontwikkeling van rudimentaire sleutelbeenderen, zoals bij het konijn, de cavia en de kat, en volgens Wincza bij het schaap en het rund. Bij de laatste groepen ontbreekt in de aanleg zelfs elk spoor van kraakbeen en is het beenstuk ligamenteus verbonden met scapula en sternum. De kraakbeencomponenten vertonen, zoals we zagen, geen enkel genetisch verband met de naburige skeletstukken; het laterale stuk verschijnt bovendien laat in de ontogenese. Op grond van deze feiten zou m.i. het kraakbeen beschouwd kunnen worden als te zijn sekundair geaddeerd aan de dermale klavikel (homoloog dus aan het gelijknamige deel der Reptielen), hetgeen nodig is om de verbinding te bewerkstelligen tussen scapula en sternum, tengevolge van de reductie van het rostrale deel van de ventrale schoudergordel der hogere Zoogdieren. Is deze skeletverbinding door de functie der voorste extremiteiten niet noodzakelijk, dan zal een kraakbeen-additie achterwege blijven en zien we nog slechts het beenelement (kat,

konijn, cavia, schaap, rund) als representant van het sterk gereduceerde sleutelbeen der Monotremen. Bij nog verder gaande reductie, b.v. bij het varken, zal ook nog dit verdwijnen en is er, ook in de ontwikkeling, van een klavikel geen spoor meer te herkennen.

Literatuuroverzicht:

Rathke⁷¹ (1838) deelt ons reeds mede, dat bij de Sauriërs zowel als bij de Vogels en de Zoogdieren, de klavikel bij zijn eerste optreden één geheel is met de scapula; een scheiding zou tot stand komen, wanneer er kraakbeen verschijnt. Bruch¹¹ (1853) komt aan menselijke embryos tot het resultaat, dat het sleutelbeen in zijn hele lengte wordt aangelegd als sekundair been (blz. 371 en 372), een opvatting door geen der latere onderzoekers bevestigd. Het zijn Gegenbaur en Goette, die zich tegen deze mening verzetten. Bij menselijke embryos beschrijft n.l. Gegenbaur²³ (blz. 13 en 14) een kraakbeenaanleg, in het midden waarvan vroegtijdig een primaire verbening plaats vindt; de kraakbenige mediale en laterale gedeelten krijgen mergholten en zijn de oorzaak van de lengtegroei; een periostale verbening van deze delen, die aanvankelijk één der zijden vrij laat, maakt volgens G., dat de menselijke clavicula een eigenaardige ossificatie vertoont, tussen primaire en sekundaire verbening in staande²⁴ (blz. 5—17). Deze waarnemingen zouden nader worden gesteund door het onderzoek van Kölliker⁴³ (1879) aan konijnenembryos; deze schrijver houdt het weefsel in de aanleg van het sleutelbeen voor een „Zwischenstufe” tussen gewoon mesenchym en echt kraakbeen. Evenals Rathke reeds had geleerd, verliest volgens Goette²⁹ (1877) de klavikel, althans bij Amphibiën en Reptielen, sekundair zijn verbinding met de schoudergordel (blz. 559 en 560). Neemt Goette bij deze lagere Vertebraten een oorspronkelijk kraakbenige aanleg aan, hij denkt, dat bij de mens een gedeeltelijke afspiegeling van de oorspronkelijke toestand voorkomt. Bij het konijn en de mol vindt hij overigens dit kraakbeen in zijn geheel nog aanwezig. Het grote meningsverschil tussen Gegenbaur en Goette nu, berust op de interpretatie van deze kraakbeenaanleg. Bij de anure Amphibiën zou n.l. volgens Goette, de klavikel als „Ersatzknochen”

optreden. Daarentegen neemt *Gegenbaur* aan, dat de klavikel slechts als dekbeen wordt aangelegd op het kraakbenige *procoracoid*, waarmee het sekundair vergroeit; als bewijs voor deze mening zou de, bij de *Anuren* duidelijke, hindweefselmembraan tussen het beenelement en het kraakbeen moeten dienen, hetgeen door *Goette* bestreden wordt.

Zou nu volgens *Goette*, wiens onderzoekingen door *Wiedersheim*⁸² aan *Amphibiën* en *Reptielen* worden bevestigd (blz. 204), bij *Reptielen* en *Vogels* een direkte verbening plaats vinden, dan zou dit slechts wijzen op een verkorting van het ontwikkelingsproces, dat bij de *Zoogdieren* wel in beginsel ook aanwezig is, maar hier toch niet geheel is doorgevoerd.

*C. K. Hoffmann*³⁸ (blz. 31—37) bevestigt niet slechts de door *Goette* verkregen uitkomsten bij embryos van *Buideldieren* en *Insectivoren*, doch is bovendien in staat door zijn waarnemingen te bewijzen, wat *Goette* al zeer waarschijnlijk had geacht, maar wat deze aan doorsneden niet had kunnen bewijzen, n.l. de afsplitsing van het kraakbenige sleutelbeen van de schoudergordel-aanleg.

Blijkt *Sabatier*⁷⁶ (1879) eerst een aanhanger te zijn van *Gegenbaur's* theorie, later⁷⁸ (1902) wijzigt hij zijn mening totaal, als hij aanneemt, dat er, van morphologies standpunt beschouwd, geen verschil is tussen primair en sekundair been; hij noemt de *clavicula* dan een „*côte sternale*” (blz. 101).

Ook *W. K. Parker*⁶⁴ (1868) blijkt een, oorspronkelijk met de *scapula* samenhangende, kraakbeenaanleg aan te nemen, waartegen zich op de ventrale zijde in het midden een sekundair been aanlegt. Door opeenvolgende transversale delingen zou niet alleen het „*mesoscapularsegment*” zijn direkte continuïteit met de *scapula* verliezen, maar zouden er, zoals hij voor de mol zeer uitvoerig aangeeft (blz. 211 en 212. Pl. XXVII, fig. 10, 11, 13, 14), vier „*coracoidsegments*” ontstaan, waarop, tussen het tweede en derde, zich het sekundair-benige element zou aanleggen. Hij beschrijft verder in het sternale deel, een in het kraakbenige *precoracoid* reeds duidelijk herkenbare beenkern (blz. 223—224), een waarneming, die later door *Kölliker*⁴³ (1879) bevestigd wordt.

Naar aanleiding van een onderzoek aan menselijke embryos van 19—50 mM. lengte, komt *Couvelaire* tot de konklusie,

dat de ossificatie uitgaat van een beenkern, welke aan alle zijden door kraakbeen is omgeven. (Journal de Physiologie et de Pathologie générale. Juillet 1899).

Lewis⁴⁹ (1902) vindt bij de mens. dat de kraakbenige aanleg van de klavikel niet alleen later verschijnt dan die van de „coracoscapula“, maar ook, dat deze in histologies opzicht verschilt van laatstgenoemde aanleg; hij is een aanhanger van de opvatting van Gegenbaur, evenals in de jongste tijd Huntington⁴⁰ (1918). Laatstgenoemde beschouwt op grond van de vergelijkende anatomie de menselijke klavikel als het craniale procoracoid, waartegen zich het dermale cleithrum der Teleostei zou aanleggen, gerepresenteerd door de direkte verbening; het mediale en ventrale gedeelte van het procoracoid zou te vinden zijn in het sternale epiphysaire beencentrum; het dorsale (laterale) einde van het procoracoid zou vertegenwoordigd worden door de meniscus van het acromio-claviculair gewricht, terwijl men het epicoracoid zou moeten zoeken in de meniscus van het sterno-claviculair gewricht.

In strijd met de waarnemingen van Goette en Hoffmann, zien Broom⁸ (1900) en Watson⁸¹ (1918) bij Buideldieren een direkte bindweefselverbening, zoals we reeds opmerkten. Hierop steunende, meent Broom⁸, dat ook bij de mens een direkte ossificatie zou optreden.

Op grond van 59 gevallen van hereditaire cranio-cleido-dysostosis meent Fitzwilliams¹⁷ (1910) te mogen besluiten, dat in de aanleg van het menselijke sleutelbeen twee beenkernen verschijnen; het mediale gedeelte, homoloog aan het coracoid der Vogels en Reptielen, zou primair, het laterale deel sekundair ossificeren.

Zegt A. M. Paterson⁶⁸ (1902) „the clavicle contains more than one morphological unit (judged by its ossification directly in the outer part and indirectly through cartilage in its inner part)“ (blz. 777), een nadere omschrijving van deze morfologiese elementen geeft hij in zijn werk niet.

Het is Franklin P. Mall⁶⁴, die het eerst, in 1906, opmerkzaam maakt op de aanleg van twee beenkernen in de menselijke klavikel, die op de 45e dag versmelten (blz. 452).

Volkomen in overeenstemming met Mall, ziet ook Fawcett¹⁶ (1913) in de vroegste stadia een verdichte

mesenchymstreng, waarvan het mediale en het laterale gedeelte spoedig veranderen (blz. 227) „in a mass of curious tissue, generally alluded to as a peculiar form of precartilage”. Deze beide delen, eerst gescheiden door het oorspronkelijke verdichte mesenchym, gaan daarna ossificeren (uit het „precartilage” zou dus zonder kraakbenig tussenstadium direkt been ontstaan!) en wel (blz. 227) „at two separate spots—at the outer end of the inner segment, and the inner end of the outer segment”. In het mediale deel verschijnt nu kraakbeen. De beide „precartilaginous masses” groeien naar elkaar toe, hierin spoedig gevolgd door de twee beenkernen, welke dan door een smal beenbruggetje samenhangen. Nadat de ossificatie al ver is voortgeschreden, treedt kraakbeen op in het laterale precartilagineuze segment. Niet alleen de kraakbenige uiteinden, maar ook het omgevende perichondrium veroorzaakt nu de verdere groei; deze groeiwijze is ook reeds, zoals we zagen, door *Gegenbaur* beschreven. *Hanson*⁹⁰ (Nov. 1920) ziet, evenals *Mallen* en *Fawcett* twee beenkernen. Hij komt tot het resultaat (blz. 317): „The fact that the cells in the early clavicle are clearly not hyaline cartilage cells, but a peculiar tissue of which little seems to be known, coupled with the demonstration by the author that the well-developed clavicle and complete precoracoid extending from the scapula to the sternum are coexistent in the embryo, and the stages of the degeneration of the precoracoid having been followed completely in Marsupials by *Broom*, excluding the possibility of the entry of precoracoidal tissue into the clavicle, apparently indicates that there are pretty solid grounds for considering the human clavicle to be a purely dermal bone.”

HOOFDSTUK III.

Sternum.

Het vliezige sternum wordt aangelegd als twee banden van verdicht mesenchym, die proximaal van de nog vliezige eerste rib beginnen en divergerend naar distaal verlopen: zonder grens gaan ze hier over in het mesenchym van de buikwand. De

cellen liggen in overlangse, van craniaal naar caudaal verloopende rijen. In de jongste stadia zijn deze sternaalbanden met de ribben slechts verbonden door losmazig mesenchym, dat zich van de naaste omgeving niet onderscheidt (Pl. III, fig. 26). Bij de kat is dit het duidelijkst, minder duidelijk is het bij het varken; bij het laatste divergeren de banden meer dan bij het konijn en de kat, die beide een, zij het dan ook rudimentaire, klavikel bezitten. Met de aanleg van coracoid of clavicula hangt de sternaalband niet direkt samen. Gedurende de verdere groei nu wordt deze celrijker en de grens tussen het latere ribperichondrium en de sternaalbanden wordt, aan dwarse sneden althans, minder scherp; aan sagittale en frontale sneden is een verschil in histologische structuur tussen beide nog waarneembaar. Het ventrale deel der ribben n.l. is minder rijk aan kernen, bezit meer intercellulair-substantie, welke bovendien reeds spoedig met methyleenblauw zwak gekleurd wordt; de overlangse sternaalbanden kenmerken zich door hun grote kernrijkdom met weinig intercellulairsubstantie (Pl. III, fig. 26, 27, 28). Een segmentale bouw van het vliezige sternum is noch aan frontale, noch aan sagittale doorsneden zichtbaar bij embryos van het varken, de kat en het konijn. Aan de ononderbroken mesenchymlijsten is evenmin de aanleg van het latere manubrium, het corpus en de proc. xiphoideus afzonderlijk te herkennen.

Ligt oorspronkelijk het hart hoog in de halsstreek en zijn beide sternaalbanden hierdoor craniaal gescheiden, gedurende de verdere ontwikkeling daalt het langzamerhand tot in de thorax. Tegelijk nu met deze descensus cordis naderen de rostrale einden der mesenchymlijsten elkaar, daar ze dicht bij het mediaanvlak komen te liggen. Tenslotte vergroeien ze en van dit oogenblik af is het sternum craniaal ongepaard geworden. Dit laatste gebeurt evenwel pas, nadat er kraakbeen is opgetreden (Pl. IV, fig. 43, 44; Pl. V, fig. 46).

Het naar elkaar toegroeien van de sternaalbanden is het duidelijkst zichtbaar aan frontale en sagittale seriesneden. Een ongepaarde aanleg, tussen beide mesenchymlijsten in, valt ook aan dwarse sneden niet waar te nemen. Wel ligt tussen beide banden een mediane mesenchymverdichting (Pl. III, fig. 27), welke ook aan oudere vliezige stadia (Pl. III, fig. 28) nog te zien is. Hierin liggen de cellen in dwars verloopende richting, in

tegenstelling met de overlangse celrijen der sternaalbanden (Pl. III, fig. 27 en 28). Met deze laatste houdt de mediane weefselverdichting geneties geen verband. Ventraal tot voor de sternaalbanden liggend, breidt het zich distaal uit tot een, in frontale richting, verbrede celmassa, welke overgaat in het voor de pericardiaalholte gelegen mesenchym van de ventrale lichaamswand. (Pl. III, fig. 28).

Whitehead en Waddell⁸⁶ (1911) nemen aan, dat de onderlinge verbinding van beide mesenchymlijsten teweeggebracht zou worden door het optreden van een zelfstandige ongepaarde aanleg (het eerst waargenomen bij een varkens-embryo van 20 mM.) als — blz. 95 — „a wide band of less condensed mesenchyme reaching across the median plane and connecting the two sternal bands with each other (fig. 3)”. Deze „median portion of the anlage” (fig. 1, blz. 94) verschijnt bij het varken en de kat onafhankelijk van de klavikels, zodat W^h en W. een geneties verband tussen deze delen ontkennen. Het gelukte hun niet deze mening te bevestigen aan seriesneden van menselijke embryos. Hoewel volgens hen de mogelijkheid bestaat, dat het een produkt zou kunnen zijn van de craniale einden der twee sternaalbanden, die elk een uitloper naar het mediaanvlak zenden om daar te versmelten tot één geheel, op grond echter van het feit, dat deze „median anterior anlage” nooit gepaard werd aangetroffen, achten ze het voor waarschijnlijker „it may be formed in situ” (blz. 106); als zodanig zou het dan morphologies beantwoorden aan het episternum der lagere Vertebraten of beter, aan het prosternum der Monotremen.

Ook Hanson⁸² ziet, volgens zijn laatste publikatie over de ontogenie en de phylogenie van het sternum (1919), bij de kat eerst de mesenchymlijsten aangelegd en pas later de „median anterior sternal rudiment”, dat hij homoloog meent te zijn met het presternum. Hij kan dit niet verklaren.

„However in the phylogeny of the sternum, as will be shown further on, the presternum is the first to arise, and from this come the sternal bars. I am unable to account for this discrepancy by any observed facts, but think the history from phylogeny must take precedence over that from ontogeny; explaining the rise of the sternal-bands in the mesenchyme of the mammal as the result of protoplasmic memory, which

dates back to the early reptilian ancestor in which the presternum grew backward as two prolongations that became the mesosternum and the xiphisternum." (blz. 59)³². Aan embryos van de mens, de muis en de rat zou volgens hem de aanleg van het presternum verschijnen als een mediaan gelegen verdichting in het mesenchym (Plate 3, fig. 6), dat de aanleg in zich heeft van scapula, coracoid en clavicula. In deze mesenchymale aanleg ziet Hanson de bewijzen van de z.g.n. „coracoidal origin" van het borstbeen der Zoogdieren. „This is conclusive with the shoulder-girdle in the earliest ontogenetic stages in the mammals, just as they are also phylogenetically bound together in the evolution of the vertebrate shoulder-girdle" (blz. 60).

Reeds bij de beschrijving van de ontwikkeling van het sternum der Vogels wees ik er op, dat Hanson niet het recht heeft uit mesenchymstadia vergaande morphologische konklusies te trekken. Zoals ik boven reeds zei, is een presternum aan het vliezige borstbeen niet te zien; wanneer dit wel zo was, dan zou men, om met recht van presternum te mogen spreken, ook een ongepaarde kraakbenige aanleg ervan moeten vinden. Deze laatste nu bestaat niet; de verbinding der craniale delen der mesenchymlijsten wordt bij verdere groei verdrongen, tot beide helften van het kraakbenige sternum in het mediaanvlak versmelten (Pl. IV, fig. 43).

Uit het onderzoek van het vliezige sternum blijkt derhalve, dat het onafhankelijk van de ribben, en ook van de klavikel wordt aangelegd als twee ongesegmenteerde, distaal divergerende mesenchymbanden.

Dit is dus in strijd met de waarnemingen van Ruge⁷⁵ (1880) en Charlotte Müller⁵⁷ (1906), die aan menselijke embryos een „kostale Abgliederung" van het borstbeen aannemen (zie literatuuroverzicht).

Reeds Paterson⁶⁷ had in 1901 de opvatting van Ruge verworpen. Hij zag, evenals Hanson³² (1919), bij rat-embryos als jongste stadium een ongepaarde mediane mesenchymaanleg, onafhankelijk van de ribben, maar in nauwe betrekking staande tot de aanleg van de schoudergordel: „there is a conglomeration in the middle-line of mesoblastic cellular tissue, traceable laterally into association with the shoulder-girdle, and concerned with the formation of the clavicles;

thinning off as it passes backwards in the thoracic wall on the ventral aspect of the bulging heart. At this stage this cellular mass is not connected with any of the costal cartilages, which are extending in a ventral direction and ending distally in tapering points (fig. 4). There is moreover, no indication of bilateral subdivision of the mass, except at its cephalic end; there the cells are consolidated with the formation of the clavicles and sternoclavicular articulations and with the anterior parts of the pre-sternum"⁶⁷ (blz. 21—22). Een dergelijke verhouding van schoudergordel en borstbeen heb ik aan geen mijner preparaten kunnen waarnemen, steeds traden de sternaalbanden het eerst op, onafhankelijk van de latere klavikel. Waar de genese nu van de clavicula verschilt van die van het overige deel van de schoudergordel, waar P a t e r s o n⁶⁸ (1902) op blz. 777 zelf zegt, dat „the clavicle contains more than one morphological unit”, is het toch m.i. niet te begrijpen, dat sternum en schoudergordel door hem worden afgeleid van hetzelfde element, dat men zou kunnen vergelijken met de ventrale schoudergordel van *Acanthias vulgaris*⁶⁸ (blz. 777). De door prof. v a n W i j h e vervaardigde mikroskeletten van *Acanthias* vertoonden wel een afzonderlijk aangelegd kraakbenig coracoid en scapula beiderzijds, een kraakbenig presternum, zoals P a r k e r⁶¹, H a s w e l l³⁵ en H a n s o n³² bij sommige Selachiërs vonden, was aan de preparaten niet te zien. Wanneer een mesenchymateus mesosternum is verschenen en het mediale gedeelte van de clavicula reeds kraakbenig is geworden „clearly demarcated from the presternum, although no joint cavity has yet appeared in the sterno-clavicular articulation (fig. 13)”, verandert volgens P a t e r s o n⁶² het gehele sternum in cellig en vervolgens in hyalien kraakbeen. (blz. 22).

Dit blijkt bij embryos van *Talpa* enigzins anders te zijn. Hier verschijnt bij een exemplaar van 11 mM., even vóór het optreden van kraakbeen in de mediale komponente van het sleutelbeen, de gepaarde kraakbenige aanleg van de crista sterni, craniaal van de eerste rib het breedst, met een steeds smaller wordende uitloper zich uitstrekkend tot tussen de eerste en tweede rib (Pl. III, fig. 29). Het eerste segment van het corpus sterni is ook reeds in aanleg zichtbaar (Pl. III, fig. 29); duidelijker worden al deze kraakbeenprodukten, wanneer ook de

mediale komponente van de klavikel kraakbenig is aangelegd (Pl. II, fig. 22). Er blijkt niets van een samenhang van de kraakbenige ribben en de overige delen van het sternum. Terwijl nu ook het eigelijke manubrium verschijnt, dorsaal van de crista, die zich, voornamelijk craniaal, sterk in frontale richting verbreedt en ongepaard wordt, treden gepaarde kraakbeenelementen in het vliezige corpus sterni op, tussen de ventrale rib-uiteinden, maar volkomen onafhankelijk zowel van deze als van elkaar. (Pl. III, fig. 30). Is nu tussen de 6e en de 7e rib beiderzijds de gepaarde aanleg van het vijfde segment van het corpus verschenen, dan verandert de verbinding van de gepaarde stukken van het eerste segment van prochondraal weefsel in kraakbeen: ook tussen de delen van het tweede segment is een beginnende kraakbeenvorming herkenbaar (Pl. III, fig. 31). Tegelijk met het kraakbenig- worden van het mesenchym, dat de beide delen van het gepaarde kraakbenige sternaalsegment verbindt, komt er door een smalle mediane kraakbeenverbinding (Pl. III, fig. 31) een samenhang tot stand tussen manubrium en corpus. Deze mediane kraakbeenverbinding zet zich voort tot aan het tweede segment, waarin tussen beide gepaarde delen een differentiatie tot kraakbeen is begonnen, zoals we zagen. Zijn nu van rostraal naar caudaal in volgorde alle vijf segmenten van het corpus sterni ongepaard geworden, dan is de mediane kraakbeenverbinding aanwezig van het manubrium tot aan het caudale eind van het mesosternum (Pl. II, fig. 23 en Pl. III, fig. 31, 32, 33). Pas dan verschijnt de proc. xiphoideus als een ongepaard mediaan kraakbeenelement bij *Talpa* (Pl. III, fig. 33), als een gepaarde aanleg daarentegen bij het konijn (Pl. IV, fig. 40), het rund (Pl. V, fig. 45), het varken (Pl. IV, fig. 43) en de kat. Deze aanleg, distaal van de ventrale einden van de 7e rib gelegen, hangt noch met deze, noch met de 8e ononderbroken samen; evenmin staat hij bij zijn optreden door de mediane verbindingslijn in kraakbenige verbinding met het corpus (Pl. III, fig. 33). In het caudale deel hiervan beginnen de afzonderlijke elementen tot één geheel te versmelten; het 5e segment, bij zijn aanleg reeds slechter ontwikkeld dan de overige (Pl. II, fig. 23 en Pl. III, fig. 31, 32) en ten opzichte van de kraakbenige samenhang van de proc. xiphoideus met het mesosternum ver naar ventraal gelegen (Pl. III, fig. 34), verliest van nu af zijn zelfstandig karakter. Is het mesosternum één

kraakbenig geheel geworden en verliest het zijn samenhang met het manubrium, dat steeds meer zijn latere vorm aanneemt, dan verschijnt voor de tweede keer een segmentatie; caudaal voert deze evenwel niet, zoals craniaal, tot het optreden van zelfstandige, ongepaarde kraakbeensegmenten (Pl. II, fig. 24).

Bij de mol blijkt er geen stadium te bestaan, waarin er een kraakbenige verbinding is van ribben en sternum. Vooral de verhouding van de eerste rib is eigenaardig; deze bereikt in geen enkel stadium het borstbeen, ligt er steeds op enige afstand van verwijderd; het perichondrium hangt van weerszijden samen met dat van het dorsale deel van het manubrium (Pl. III, fig. 35). De overige ribben daarentegen zijn door een dun, doch duidelijk laagje van celrijk weefsel van het sternum gescheiden (Pl. III, fig. 36, 37); in geen stadium was er op doorsneden een continuïteit van beide skeletstukken te zien. Tegenover de inserties der ribben is het manubrium met het eerste segment van het corpus en zijn van dit laatste de segmenten onderling dorsaal kraakbenig verbonden, terwijl de proc. xiph. dorsaal eveneens kraakbenig samenhangt met het caudale corpussegment (Pl. III, fig. 34). Elk craniaal gelegen segment eindigt caudaal telkens pas daar, waar de ribben, die tussen twee op elkaar volgende elementen aan het sternum insereren, op doorsneden verdwenen zijn (Pl. III, fig. 36). Bij verdere ontwikkeling verdwijnt dit eigenaardige verschijnsel; wanneer de delen niet meer kraakbenig zijn verbonden, reiken de rostrale segmenten minder ver (Pl. III, fig. 37).

Aan geen der mikroskeletten van *Talpa*, die in alle stadia van 11 tot 44 mM. konden worden onderzocht, blijkt er een kraakbenige samenhang te bestaan tussen de 7 sternaalribben en het borstbeen. Duidelijk is dit ook waarneembaar aan doorsneden van de egel (Pl. IV, fig. 38), het konijn, de cavia en het varken (Pl. IV, fig. 43). Bij het konijn en het varken zijn, evenals bij de egel 7 ware ribben; bij de cavia en de rat 6; bij het rund 8 en bij de kat 9; geen van deze hangt in kraakbenige toestand samen met het sternum.

Uit het bovenstaande blijkt dus duidelijk, dat de theorie van Ruge⁷⁵, dat n.l. het kraakbenige borstbeen een afsplitsingsprodukt is van de ribben, van de hand dient gewezen te worden.

Indien deze opvatting (zie het literatuuroverzicht) juist was, dan zou niet alleen het manubrium één geheel moeten zijn met de eerste en de tweede rib, maar dan zouden ook de gepaarde segmenten van het mesosternum niet vrij tussen de ventrale kraakbeen-einden der ribben in kunnen liggen, doch continueel hiermee moeten zijn.

Bij ratten-embryos beschrijft P a t e r s o n ⁶⁹ (1904) de aanleg van het kraakbenig sternum (blz. 12) als volgt: „The third stage in the development of the sternum is associated with the conversion of its cellular tissue into cartilage, at first cellular, afterwards hyaline. The process begins in the presternum in the upper lateral angles, along with the formation of the clavicle. (Plate I, fig. 11). In the mesosternum cartilage cells first appear at the periphery of the band in the intervals between the attachment of the costal cartilages (Pl. II, fig. 12). The parts of the sternum opposite the costal attachments remains longest in a cellular condition. In the metasternum, cartilage formation begins at the anterior end (Pl. II, fig. 15). Ultimately the sternum is laid down—a model of the future bone—as a simple median band of cartilage, separated at this stage from the clavicles by cellular connective tissue, but in complete fusion with the costal cartilages on each side and presenting absolutely no differentiation of its component parts.

Wat de eerste aanleg van manubrium en mesosternum aangaat, aan embryos van *Mus decumanus* kon ik de mening van P a t e r s o n volkomen bevestigen. Bij *Talpa* is evenwel het eindresultaat van de kraakbeen-ontwikkeling niet, zoals hij aangeeft, een borstbeen, waarmee de ribben één geheel vormen en waaraan men geen onderverdeling kan maken in manubrium, corpus en proc. xiphoideus. Deze delen zijn in alle stadia aan het kraakbenige sternum van de mol duidelijk herkenbaar, en ook, nadat voor de tweede maal een segmentatie is opgetreden, valt er van een kraakbenige samenhang van ribben en borstbeen niets te bespeuren (Pl. II, fig. 15; Pl. III, fig. 32, 33). Ook bij de rat is duidelijk het mediane kraakbeen aanwezig, dat, uitgaande van het manubrium, de eerste onderlinge verbinding vormt van de elementen van het kraakbenige sternum.

Verschil is er echter in de aanleg van de crista, welke bij de mol, in verband met de functie der voorste ledematen,

zeer sterk ontwikkeld is, evenals bij Agamidae,⁷⁹ Vogels (Pl. I, fig. 11, 12; Pl. II, fig. 13, 14) en Vleermuizen. Deze crista, die zelfs het eerst verschijnt in de ontwikkeling, ontbreekt bij de egel (Pl. IV, fig. 38), de rat, het konijn (Pl. IV, fig. 39), de kat (Pl. IV, fig. 41), het varken (Pl. IV, fig. 43) en het rund (Pl. V, fig. 45).

Een verder verschilpunt is de verhouding van de lengte van het manubrium en het corpus; bij de mol zijn beide ongeveer even lang, bij alle andere Zoogdieren is het manubrium zeer kort in verhouding tot het mesosternum.

Bij het konijn worden de gepaard aangelegde elementen van manubrium en corpus spoedig onderling door kraakbeen verenigd (Pl. IV, fig. 39, 40). Een mediane kraakbeenlijn treedt hier niet op, maar tegenover de ribinserties, van de tweede rib af naar caudaal, verschijnt een kraakbeenverdichting van langgerekte vorm (Pl. IV, fig. 39). Deze wordt bij verdere groei van het embryo steeds meer in cranio-caudale richting afgeplat, zodat ze eerst rond (Pl. IV, fig. 40) en daarna schijfvormig wordt. Ook bij de kat (Pl. IV, fig. 41) ziet men tussen de afzonderlijke elementen van het — uit één kraakbenig geheel bestaande — sternum, deze kraakbeenschijfjes, welke tenslotte na de verbening minder duidelijk worden.

Aan doorsneden blijkt, dat deze kraakbeenschijf bij het konijn, de kat en de cavia, wat zijn histologische structuur aangaat, zeer weinig van de omgeving verschilt. Steeds vormt ze de verbinding tussen een rostaal en een caudaal segment, het laatste, evenals bij *Talpa*, steeds ventraal van het eerste gelegen (Pl. IV, fig. 42). De mediane kraakbeenverbinding van *Talpa*, ook aan de mikroskeletten van de rat zichtbaar, kunnen we eveneens waarnemen aan doorsneden bij embryos van *Erinaceus*. Dit mediane produkt schijnt te ontstaan uit de caudale delen van elk segment, dat staartwaarts ongepaard is in tegenstelling met het rostrale deel. Het kraakbeen van dit dorsaal liggende segment nu vormt één geheel met dat in het midden van het volgende (Pl. III, fig. 36) en schijnt zo bij de mol de indruk te geven van een doorlopende kraakbeenlijn van het manubrium naar de proc. xiphoideus. Wordt nu het corpus sterni één kraakbenig geheel, dan verdwijnt deze kraakbeenlijn, die ook bij de egel aan doorsneden is te zien.

Is bij de mol, de rat en de egel, met goed ontwikkelde sleutelbeenderen, dus een mediane doorlopende verbinding tussen alle delen van het sternum, bij het konijn en de rat, met rudimentaire claviculae, ontbreekt deze en verschijnen er kraakbeenverdichtingen tegenover de inserties der ribben: bij het varken (Pl. IV, fig. 43) ontbreken ook deze, evenals bij het rund (Pl. V, fig. 45), waar volgens Wincza⁸⁴ nog een transitair beenrudiment als klavikel wordt aangelegd.

Bij een varkensembryo van 25 mM. zien we de eerste aanleg van het gepaarde manubrium (Pl. IV, fig. 44), tegenover het ventrale deel van de eerste rib. Het blijkt, dat deze gepaarde aanleg proximaal verbonden is door mesenchym (Pl. V, fig. 46) en dat de sternaallijsten caudaal een segmentatie van hun nog niet kraakbenig weefsel vertonen. Van een „median anterior rudiment” heb ik ook in dit stadium niets kunnen bemerken (Pl. V, fig. 46).

Snel gaat nu de ontwikkeling van het kraakbeen en de differentiëring in segmenten verder. Bij een embryo van 32 mM. (Pl. IV, fig. 43) zien we de craniale delen van het gepaarde manubrium versmelten en van hieruit divergeren twee kraakbenige sternaallijsten, waaraan we, na het manubrium nog drie, misschien vier segmenten van het mesosternum kunnen vinden. Bij het rund, welks sternum in ontwikkeling sterke gelijkenis vertoont met dat van het varken, blijft niet alleen het manubrium langer gepaard, maar dit vergroeit hier ook pas veel later met het corpus (Pl. V, fig. 45). Nadat bij het varken het borstbeen een ononderbroken kraakbeenstuk is geworden, komt er een scherpe grens tussen mesosternum en manubrium.

Kravetz⁴⁴ (1905) komt tot de konklusie (blz. 31), dat bij een varkensembryo van 32 mM., zowel proximaal van de 1e rib als tussen 1e en 2e rib in, een gepaard kraakbeenprodukt wordt aangelegd⁴⁴ (Pl. II, fig. 23). Deze waarneming stemt niet overeen met wat het, door mij onderzochte exemplaar van 32 mM., vertoont. Het manubrium is hier één enkel gepaarde, doch craniaal reeds vergroeide aanleg (Pl. IV, fig. 43). Neemt Kravetz eerst aan, op grond van het mikroskelet van een met glycerine doorzichtig gemaakt preparaat, dat het gehele sternum gesegmenteerd is, na het bestuderen van seriesneden⁴⁴ (Pl. II, fig. 24 en 25) komt hij daarop enigszins terug. Hij

konkludeert dan (blz. 33 en 34): „das Sternum wird durch zwei nach rückwärts auseinanderlaufende, von ventraler Seite einheitliche, näher zur dorsalen dagegen durch Distrikte weniger differenzierten Knorpels in Segmente gebildete Knorpelleisten gebildet. Die weniger differenzierten Distrikte im Knorpel befinden sich gegenüber den Ventralenden der ersten 4 Rippenpaare von beiden Seiten des Brustkorbes. Hinter dem 4-ten Rippenpaar bewahrt das Gewebe der Sternalleisten den Charakter des Zellenknorpels, ist jedoch immerhin weniger differenziert als vorn und setzt sich nach rückwärts etwas über die Gegend des 7-ten Rippenpaares hinaus fort. Alle 7 Rippenpaare sind eng mit den Sternalleisten verbunden. Zwischen der Leiste der linken Seite (Fig. 25) und den ventralen Enden der 5-ten, 6-ten und 7-ten Rippe ist die Verschmelzung eine vollständige." Het laatste kan ik niet onderschrijven (zie Pl. IV, fig. 43); afgezien van het ontbreken van een duidelijke segmentatie in het distale gedeelte, onderscheidt zich het kraakbeen hiervan, wat zijn histo-chemische reactie aangaat, in geen enkel opzicht van dat van het proximale stuk. De segmentatie van het kraakbenige borstbeen zou volgens K. r. sekundair tot stand komen (blz. 35 en 36). De waarneming, dat bij een varkensembryo van 26 mM. kraakbeen het eerst zou optreden in het midden van de vliezige sternaallijst, en het ontbreken van de segmentale bouw in het distale deel bij een exemplaar van 32 mM. doen hem besluiten (blz. 36 en 37): „Ob wir nun voraussetzen, die einzelnen Elemente dieses distalen Abschnittes des Sternum wären bereits unter einander verschmolzen, oder ob wir zugeben, dass eine Segmentierung hier überhaupt nicht stattgefunden hat, — gleichviel giebt uns dies das Recht zu behaupten 1) dass das Sternum mehr oder weniger gleichzeitig auf seiner ganzen Strecke vom 1-ten bis zum 7-ten Rippenpaare verknorpelt und 2) dass die Regelmässigkeit in der Segmentierung des Knorpels leicht gestört oder auch früh, wenigstens im distalen Abschnitt des Sternum, gänzlich verwischt werden könne. Auf diese Weise lässt sich im Segmentierungs- und Verknorpelungsprocess des Sternum überhaupt nicht die strenge Regelmässigkeit, welche die früheren Forscher festzustellen strebten, bemerken."

Op grond van mijn preparaten, meen ik echter bij de Zoogdieren te mogen aannemen:

- 1e. dat het sternum in volgorde van craniaal naar caudaal kraakbenig wordt, en dus niet ongeveer gelijktijdig over zijn gehele lengte (K r a v e t z).
- 2e. dat weliswaar bij het varken en ook bij het rund de segmentale bouw in het caudale deel achterwege blijft, maar dat dit niet voor Zoogdieren in het algemeen geldt (mol, konijn, rat). K r a v e t z gaat dus te ver in zijn konklusies, als hij aan de hand alleen van varkensembryos zegt, dat bij Zoogdieren geen strenge regelmaat zou zijn in het optreden van kraakbeen en de segmentale bouw hiervan.

Dat H a n s o n ^{30 32} niet de nodige aandacht heeft geschonken aan de bouw van het kraakbenige borstbeen, blijkt uit zijn resultaten ³² (blz. 63:). . . . „the sternal bands arise and remain as two unsegmented structures, until the relatively late process of ossification.”

De proc. xiphoideus zou, naar K r a v e t z, bij het varken caudaal van de 7e rib verschijnen, als korte voortzetting van de sternaallijsten, wanneer hierin al kraakbeen is opgetreden. Ofschoon dit niet bepaald als een essentieel verschil in ontwikkeling tussen meso- en metasternum opvallende, zegt hij toch (blz. 43): „Folglich unterscheidet sich das Xiphisternum im Entwicklungsmodus wesentlich von den proximalen Abschnitten des Sternums.” Ik kan dit niet bevestigen. Terwijl de kraakbenige proc. xiphoideus bij de mol (Pl. III, fig. 33), de rat, het konijn (Pl. IV, fig. 40) en de kat op enige afstand van het corpus sterni wordt aangelegd, en hiermee sekundair vergroeit, is het bij het rund (Pl. V, fig. 45) en het varken (Pl. IV, fig. 43) steeds een geheel hiermee.

Het laatste segment van het mesosternum (bij mol, konijn en rat het 5e, bij de kat het 7e), van het ogenblik van zijn optreden reeds minder goed ontwikkeld dan de voorafgaande, verliest al spoedig zijn zelfstandig karakter, zoals we reeds vermeldten. Nog duidelijker is het bij het rund en het varken, waar de segmentatie in het distale gedeelte der sternaallijsten verdwenen is. Bij het konijn en de mol (Pl. III, fig. 32) hangt de proc. xiph. a.h.w. bajonetvormig samen met het dorsale deel van het caudale stuk mesosternum. De regressie van het achterste deel van het borstbeen der Zoogdieren o.a. reeds door G e g e n - b a u r vermeld, is het eerst op grond van embryologische feiten

aangetoond door Burne¹² (1891) bij het konijn. Een kostale oorsprong van het skeletstuk vooropstellende, zag hij dikwijls, maar niet konstant (blz. 160), dorsaal nog een element optreden als 7e sternebra (2 voor het manubrium en 4 voor het corpus gerekend), welke zou ontstaan uit de 7e ribben, die van weerszijden ventraal van deze sternebra elkaar aanraken, maar er niet aan zijn bevestigd, zoals de voorafgaande. Dit element nu, zou door de 6e sternebra en het xiphisternum worden verdrongen. Volgens Burne mag men uit deze waarneming afleiden, dat de vroegere Leporinen één sternebra meer in hun borstbeen hebben bezeten, dan de hedendaagse.

Verder in zijn konklusies gaat Anthony⁴ (1901) naar aanleiding van een vergelijkend-anatomies onderzoek. Op grond van het aantal beenkernen in het xiphisternum besluit hij (blz. 42), dat dit, opgebouwd uit een aantal achter elkaar gelegen segmenten, en oorspronkelijk staartwaarts van het corpus sterni liggende, heeft moeten opstijgen om daarmee te vergroeien; hierbij bleef het zijn lengte en het aantal opbouwende elementen behouden. Het mesosternum echter zou caudaal een reductie ondergaan, zichtbaar aan de sternebrae, die steeds kleiner worden, tot ze tenslotte een synostose vormen; bij *Bradypus* het minst duidelijk, bij *Halicore* het verst voortgeschreden. Door dit reductieproces zouden volgens A. de caudale ribben hun verbinding met het sternum verliezen, wat hij in een schema duidelijk maakt.

Is nu het sternum een kraakbenig geheel geworden, dan begint, betrekkelijk laat (bij het konijn pas op de 21e dag, bij een lengte van 38 mM.) de verbening. Deze treedt het eerst op in het corpus, en wel wordt bij het konijn het centrale gedeelte van een kraakbeensegment minder goed kleurbaar met methyleenblauw, waartegen de donkere zône, die proximaal en distaal hiervan ontstaat, zich scherp aftekent (Pl. V, fig. 47). Aan doorsneden blijkt, dat als eerste begin van de ossificatie een groei van de kraakbeencellen optreedt; de kernen hiervan worden groter en onregelmatiger, de cellen groter, de intercellulairsubstantie wordt hierdoor verdrongen, zodat we overhouden een holmazig netwerk van kraakbenige grondsubstantie, die met methyleenblauw zich nog kleurt; van het dorsale

perichondrium komen in dit netwerk nu bloedvaten (Pl. IV, fig. 48); bij verdere groei komen er ook van het laterale perichondrium, waardoor a.h.w. het kraakbeen snel ten onder wordt gebracht.

Enigzins anders lijkt de ossificatie bij de kat. Als eerste aanduiding zien we hier, evenals bij de cavia, in het midden van een segment van het corpus, een intensief gekleurde cirkelronde verdichting van het kraakbeen: deze is weer omgeven door een lichtere hof, welke op zijn beurt is omringd door een donkere zône, die naar de periferie allengs minder intens gekleurd is (Pl. IV, fig. 41 en Pl. V, fig. 49).

Bij embryos van muis en rat ziet Paterson⁶⁹ (blz. 13) het volgende: „The further changes in the cartilaginous sternum preceding ossification occurs in rodents (rat, mouse) without cleavage of the parts of the sternum or separation of costal cartilages. Opposite to the costal attachments the cartilage is distinctly hyaline, poorer in cells, and stained less deeply than in the intervals between the costal cartilages. In these intervals the cells are massed together, stain deeply, and the process of ossification is foreshadowed by the formation of „primary areolae”, which occur in the centre of the presternum, in the metasternum and in the first so-called segments of the mesosternum (Pl. III. Fig. 20, 21, 22.) These areolae increase in size, while at the same time the perichondrium becomes enormously thickened, followed by the formation of periosteal temporary bone in the usual way (Fig. 22.) Thus at birth (in the mouse Pl. III. Fig. 23) while there is complete fusion of the sternal elements together, and of the costal cartilages with them, there is a distinct differentiation of elements entering into the constitution of the sternum. Bone formation has begun and cartilage only exists at the extremities of the presternum and metasternum, in the mesosternum opposite the costal attachments, and in the interval between the attachments of the sixth and seventh costal cartilages. (Fig. 24)”

In tegenstelling met deze konklusie treedt, bij de mol en het varken, de verbening pas op, nadat het manubrium zich van het corpus heeft „abgegliedert”. Aan geen enkel der door mij bestudeerde embryos, bleek bij het begin van de verbening een kraakbenige samenhang aanwezig te zijn tussen ribben en sternum.

Langzamerhand wordt bij de kat de intens gekleurde kraakbeenverdichting in het centrum (Pl. IV, fig. 41) helderder, en vervangen door been (Pl. V, fig. 49). Dit proces is in het mesosternum steeds het verst ontwikkeld. Bij de groei van de beenkernen is tenslotte nog slechts aan de perifere delen van de drie craniale segmenten van het mesosternum kraakbeen overgebleven, dat hier een epiphyse vormt (Pl. V, fig. 50). Bij de geboorte is bij het konijn al beenvorming in alle delen opgetreden, behalve in het caudale stuk van het corpus; ook de schildvormige plaat van de proc. xiph. is aangelegd; het caudale deel van het manubrium bezit eveneens een kraakbenige epiphyse (Pl. V, fig. 50). Bij de cavia zijn er ook menisci van vezelkraakbeen aanwezig in de sternocostaalgewrichten; dit kraakbeen hangt met de omgeving niet samen; een sagittale richting der celrijen ter weerszijden is de grens van ribben en sternum (Pl. V, fig. 51). Deze menisci heb ik bij geen enkel ander dier kunnen waarnemen.

Behalve bij het konijn en de kat, zag ik de epiphysen ook aan het embryonale sternum van de hond, het varken, het rund en het schaap; aan het borstbeen van een volwassen witte muis waren ze ook nog als dunne kraakbeenschijfjes aanwezig.

Reeds W. K. Parker had in 1868 deze epiphysen beschreven bij *Tamandua bivitata* (blz. 204; Pl. XXIII, fig. 24 en 25), bij sommige Knaagdieren (blz. 209—210, Pl. XIX en XXIV—XXVI) en bij Cheiroptera (blz. 214, Pl. XXVIII).

Geen der latere onderzoekers heeft evenwel op deze typiese verbening gewezen. Ook Hanson^{30 32}, die uitdrukkelijk aangeeft, dat hij alle stadia van het varken kon bestuderen, schijnt deze epiphysen niet te hebben opgemerkt.

Paterson⁶⁹ kent aan de verbening weinig waarde toe (blz. 31): „the endochondral centres of ossification may be regarded as altogether secondary and devoid of any morphological significance.” Dit zou, volgens zijn inzicht, beter zijn dan „a nebulous, transcendental notion of a hypothetical representation of sternebrae or sternal segments.” Volgens zijn morphologische opvatting is het sternum (blz. 32): „a simple cartilaginous structure... subserving the purposes (in different degrees in different animals) of shoulder-girdle movements and of respiration”. De segmentale bouw zou optreden „by the association of ribs with this sternal anlage.”

Tegen deze opvattingen nu, moet ik mij op grond van mijn onderzoek verzetten, zoals boven gebleken is.

Literatuuroverzicht:

Volgens R u g e's ⁷⁵ onderzoek (1880) aan menselijke embryos zou het gehele borstbeen dus een produkt zijn van de ribben. Kan hij aan zijn preparaten de kostale afkomst van het manubrium niet bewijzen, het is z. i. zeker, dat het ontstaat uit de 1e en de 2e rib. In zijn jongste stadium, waar drie ribben continueel in het sternum overgaan, zijn de 4e en 5e rib hiervan volmaakt onafhankelijk, terwijl beiderzijds de sternaallijsten caudaal hiervan zijn te vervolgen. Is dit feit dus in lijnrechte tegenspraak met een kostale afkomst (van alle ribben) van het sternum, nog groter wordt de ongerijmdheid van zijn theorie, waar hij geen enkel bewijs geeft van een segmentatie, die, als gevolg van deze aanleg, aan de sternaallijsten dan toch ware te verwachten. Tussen het kraakbeen van de ribben en dat van het borstbeen ziet R u g e histologische verschillen. Het metasternum, dat ook een kostale oorsprong zou hebben, heeft hij niet in aanleg kunnen waarnemen. Volgens zijn theorie zouden de grenzen der sternebrae moeten liggen tussen de op elkaar volgende ribben in en niet tegenover de rib-uiteinden. Wil hij nu het kraakbenige borstbeen van de mens vergelijken met het gesegmenteerde sternum der Edentaten, dan komt hij dus absoluut in strijd met zijn eigen theorie (blz. 381). Het blijkt derhalve, dat zijn waarnemingen, voornamelijk aan het caudale gedeelte van het borstbeen, waar men gewoonlijk de meeste onregelmatigheden juist aan de rib-inserties aantreft, allerminst het recht geven om een kostale afkomst aan te nemen.

Nog een stap verder gaat Ch. Sedgwick Minot ⁵⁶ (1894); hij neemt aan, dat van de ventrale vereniging van alle rib-uiteinden, het gedeelte van de 7e tot de 12e rib fibrillair zou zijn en tot lig. intercostal. anter. zou worden, welke morphologies de verlenging van het sternum zou moeten voorstellen.

De resultaten van R u g e worden in alle opzichten bevestigd door zijn leerlinge Charlotte Müller ⁵⁷ (1906) bij nog jongere stadia van menselijke embryos. De sternaallijsten versmelten volgens hen, van dorsaal naar ventraal, in de richting

van het manubrium naar de proc. xiphoideus; hierna begint, van de ribben uit, de kraakbeenvorming; dat deel dus van het borstbeen, dat ligt tussen twee tegenover elkaar liggende rib-inserties, wordt later kraakbenig. De „Abgliederung” van de ribben zou van proximaal en dorsaal naar ventraal lopen. Deze mening wordt o.a. verdedigd door Eggeling^{13 14 15}. Een eigenaardige modificatie van deze theorie werd bedacht door Albrecht¹ (1883). Beiderzijds zou elke rib met de daarop volgende zijn verbonden door een kraakbeenspan, zodat we het beeld krijgen van een hoefijzermagneet. Door vergroeiing van deze verbindingsstukken der ribben in de mediaanlijn en versmelting der op elkaar volgende kraakbeenstukken zou het sternum ontstaan. Zou hierdoor begrijpelijker zijn, dat de suturen tussen twee sternabrae liggen tegenover de aanhechtingen der ribben, hetgeen volgens Ruge's opvatting niet zou kunnen, volkomen onverklaard is dan nog de aanleg van het manubrium, craniaal van de eerste rib en van de proc. xiphoideus, caudaal van de laatste ware rib. Een positief embryologies bewijs voor zijn theorie kan Albrecht dan ook niet geven. Volgens een latere publikatie² (1884) zou het manubrium bevatten 16 beenkernen, die elk een bepaalde morphologische betekenis hebben:

I. Niet-epiphysaire elementen:

A. Schedel-elementen.

2 hemi-post-omosternum (Omosternum der Anuren).

B. Rompelementen.

1. Van de ribben.

2 pré-para-sternaux (= sternale einden der laatste halsribben).

2 para-sternaux (= sternale einden van het 1e paar thor. ribben).

2. Van het sternum.

2 hemi-sternèbres — tussen halsrib en 1e thor. rib.

2 hemi-sternèbres — tussen 1e en 2e paar thor. ribben.

II. Epiphysaire elementen.

2 epiphysen van het sternoclaviculaire gewricht.

2 caudale hemi-epiphysen v. h. 2e paar hemi-sternèbres.

2 hemi-epiphysen van het lophosteon (W. K. Parker).

Zonder zijn opvatting nader uiteen te zetten, onderscheidt Anthony³ (1898) bij Vertebraten een „sternum basilaire”, ontstaande uit „sternalisation” van coracoid en praecoracoid (blz. 10) en een „sternum costal”, van de ribben afkomstig; bij hogere Zoogdieren zou alleen dit laatste voorkomen, terwijl een „sternum basilaire” ook nog bij Monotremen aanwezig is.

Een geheel zelfstandige mening, afwijkend van alle andere, en geen rekening houdend met de ontwikkelingsgeschiedenis, is Sabatier^{77 78} toegedaan. Hij bestrijdt⁷⁸ de opvatting van Ruge, dat het borstbeen direkt van het „vertebro-costale systeem” zou afkomstig zijn (1902). Hij meent, dat het reeds bij de Beenvissen zou optreden als „des os interépineux ou actinostes, ou actinophores. . . ce système n'est certes pas une dépendance du système costo-vertébral, puisque les interépineux sont indépendants soit des côtes, soit des arcs vertébraux inférieurs ou arcs haemaux” (blz. 100). Deze os interépineux zouden, gemodificeerd, bij hogere Vertebraten het „système sternal” leveren, waarbij ze „se dédoublent dans le sens transversal et se segmentent plus au moins suivant leur largeur” (blz. 100). De in de buurt van de mediaanlijn liggende elementen zouden er door worden opgenomen om het „sternum central ou rhomboidal” te leveren. Van caudaal naar rostraal zouden bij de hogere Vertebraten uit deze os interépineux ontstaan (blz. 100—102)

- „1. les os en V ou en chevrons de la région caudale de certains Reptiles et de certains Mammifères.
2. les deux os pelviens.
3. le sternum abdominal des grands Reptiles jurassiques, des Crocodiliens, du Hatterias, ainsi que les cartilages suspubiens des Salamandres.
4. le sternum pectoral et ses côtes sternales dont un nombre variable est appelé à entrer en contact par leur extrémité distale avec l'extrémité des côtes vertébrales.
5. la ceinture thoracique comme la ceinture pelvienne un os en V de grandes dimensions, ayant pour corps sternal la région coraco-précoracoidienne et pour côte sternale le scapulum. La ceinture thoracique n'arrive pas au contact de la côte vertébrale correspondante, qui est très courte et fait partie de l'apophyse transverse perforée de la dernière vertèbre cervicale.

6. la clavicule n'est qu'une côte sternale placée en avant de la ceinture thoracique et dont le présternum représente la sternum central ou corps du sternum; la côte vertébrale correspondante est cervicale et très courte.
7. le système hyoïdien, qui n'est autre chose qu'un sternum cervical. Le sternum bien développé chez les Poissons et chez les Amphibiens a pour corps sternal la série autéro-postérieure et médiane des copules dont l'autérieur et l'os lingual. Les côtes sternales sont représentées par l'arc hyoïdien et les arcs branchiaux. Ce sternum cervical est attaché au fonctionnement de l'appareil respiratoire branchial comme le sternum pectoral est attaché au fonctionnement de l'appareil respiratoire pulmonaire.
8. le cartilage de Meckel.
9. l'arc ptérygo-palatin.
10. le vomer."

Deze osteologiese beschouwingen van Sabatier, waarvan hij zelf zegt (blz. 102): „Il résulte de là qu'au système vertébral s'ajoute et s'oppose le système sternal ventral pour compléter les appendices ventraux et les dépendances du squelette", doen herinneren aan het enthousiasme van Lorenz Oken, toen deze, na de opstelling van zijn werveltheorie van de schedel, schreef: „der ganze Mensch ist nur ein Wirbelbein".

Ofschoon lange tijd de opvatting van Ruge algemeen werd aangenomen en nog door velen als de juiste wordt beschouwd, blijkt, dat de gedachte van een kostale „Abgliederung" reeds bij vroegere onderzoekers is opgekomen (W. K. Parker⁶⁴ 1868; Kölliker⁴³ 1879; Gegenbaur²⁵ 1874).

De eerste publikatie over de ontwikkeling van het zoogdieren-sternum is van Rathke⁷¹ (1838) afkomstig. Bij varkensembryos van 1 duim 2 streep zou het borstbeen bestaan uit twee helften van zeer verdicht blastem, de verbinding vormende tussen de voorste 7 ribben. Van een kostale afkomst maakt hij geen melding. Deze wordt, wat het mesosternum aangaat, door Goette^{28 29} aangenomen; het manubrium van Talpa zou bovendien nog uit het ongepaarde middenstuk van het episternum ontstaan. Hij onderscheidt dus een claviculair en een kostaal borstbeen. Wordt de proc. xiphoideus door hem eerst opgevat²⁸ (1875) als te worden aangelegd „in loco", later

(1877) vat hij dit op als een verlenging van de gepaarde sternaalplaten²⁹ (blz. 561—570; fig. 24—28).

C. K. Hoffmann³⁸ (1879) heeft dezelfde opvatting. Deze onderzoeker beschrijft bovendien nauwkeurig hoe de afsplitsing van het sternum van de ribben plaats vindt. Op de plaats van het sterno-costaalgewricht zou het „embryonales Bildungsgewebe“ direkt overgaan in „embryonales Bindegewebe“ (blz. 41 en 42), terwijl de sternaallijst direkt zou overgaan in embryonaal kraakbeen: precies hetzelfde zou zich voordoen op de plaats, waar het vertebrale in het sternale deel van een rib overgaat. (Taf. IV, fig. 12.) Ofschoon Hoffmann (blz. 45) hiermee dus a.h.w. beschrijft, dat het borstbeen zelfstandig kraakbenig wordt aangelegd, en hoewel hij duidelijk grenzen zag tussen de segmenten in, neemt hij toch de kostale afkomst aan, als hij spreekt van een ononderbroken samenhang van de kraakbenige ribben met het sternum.

Ook Gegenbaur^{25 26 27} verdedigt de kostale oorsprong, niet alleen bij de Zoogdieren, maar ook bij de overige Vertebraten, waardoor hij zich verzet tegen Goette's opvatting, dat n.l. het sternum der Amphibiën niet van de ribben afkomstig zou zijn.

De ontdekkingen van Haswell³⁵ (1884) blz. 90 en van T. J. Parker⁶¹ (1891) blz. 142, die bij *Notidanus indicus* tussen de twee ventrale delen van de schoudergordel een kraakbeenstukje vonden, dat ze opvatten als een presternum, waarnemingen, die bevestigd zouden worden door Lavocat⁴⁶ (1899), door White⁸⁵ (1896) bij *Hexanchus griseus* en door Hanson³² (1919) eveneens bij *Hexanchus* en bij *Acanthias vulgaris*, zouden de basis worden, waarop Howes³⁹ (1891) en T. J. Parker⁶⁰ (1891) hun theoriën over de morphologie van het sternum zouden opbouwen. Dat dit althans bij embryos van *Acanthias* (Hanson) niet zo is, bleek duidelijk aan met methyleenblauw gekleurde mikroskeletten uit de verzameling van prof. van Wijhe (zie ook Pl. II, fig. 19).

Bij de fossiele *Pleuracanthus* van het Carboniese en Perm-tijdperk, die zeer primitieve kenmerken bezit, o.a. in de continue rugvin, zijn beide helften van de schoudergordel nog niet in het mediaanvlak vergroeid. Aan iedere helft valt te onderscheiden een zelfstandig dorsaal kraakbeenstukje — het supra-

scapulare der recente Selachiërs — en een zelfstandig kraak-beenelement, ventraal van de coracoscapula. (Zie o.a. fig. 146 en fig. 148 in *A Treatise on Zoology* by Sir Ray Lankester. Part. IX. Vertebrata Craniata by E. S. Goodrich). Dit laatste element treffen we bij geen der hedendaagse Selachiërs meer aan. Ook aan kraakbeenskeletten van Acanthias-embryonen was het niet te vinden. De morphologiese betekenis van dit kraakbeenstukje is nog onopgehelderd. De mogelijkheid bestaat, dat het is te vergelijken met het gepaard aangelegde omosternum der Amphibiën.

T. J. Parker⁶⁰ onderscheidt in de phylogenese vijf verschillende fasen (blz. 121):

- I. Afsplitsing van pre- en post-omosternum van de ventrale einden van het coracoid; misschien oorspronkelijk gepaard.

Notidanus.

- II. Pre- en post-omosternum ontstaan ieder uit gepaarde elementen, die zich later verenigen; gescheiden van het coracoid; het post-omosternum kan ontstaan uit afzonderlike kraakbeenstukjes (misschien rudimentaire ribben), bij Urodelen gevormd in de inscriptiones tendineae.

Amphibiën.

- III. Het pre-omosternum verdwijnt, terwijl het eerste paar thorakaalribben zich verenigt met het post-omosternum.

Hypothese.

- IV. Post-omosternum in het stadium van ongedifferentieerd mesenchym gescheiden van het coracoid; kraakbeen wordt aangelegd, nadat de ribben al kraakbenig zijn.

Cnemidophorus (? Apteryx).

- V. Sternum verschijnt nog later en wel als een gepaarde longitudinale kraakbeenlijst, ontstaande uit versmelting der ribben.

Zoogdieren.

Howes⁶⁹ (1891) daarentegen spreekt van (blz. 269):

1. een coracoidaal archisternum der Ichthyopsiden,
2. een haemo-coracoidaal neosternum der Amnioten.

Door de „interclavicle” te beschouwen als de verdwijnende rest van het „coracoidal archisternum” der Ichthyopsiden, ziet hij een phylogeneties verband tussen beide. De rol van de „interclavicle” herinnert dan enigzins aan het „claviculaire” manubrium bij *Talpa*, zoals Goette en Hoffmann aannemen.

De theoriën van Parker en Howes zouden door Wiedersheim⁸² sterk worden bestreden (1892) blz. 193. In tegenstelling met Goette komt W. bij Amphibiën ook tot de aanname van een kostaal sternum (blz. 216); van een genetiese samenhang met het coracoid is volgens hem geen sprake.

Een geheel ander inzicht over de ontwikkeling van dit skeletstuk verkondigt reeds in 1852 Bruch¹⁰, ofschoon deze onderzoeker uitgaat van de onjuiste grondgedachte, dat een afsplitsing van afzonderlijke skeletdelen van een gemeenschappelijk kraakbeenstuk tot de grote uitzonderingen behoort (blz. 12). Volgens hem zou het borstbeen worden aangelegd als een gepaarde kraakbeenlijst, waarmee sekundair de ribben versmelten (blz. 16); morphologies zou het sternum dus een nieuw skeletstuk zijn.

De onderzoekingen van Goette, Hoffmann en Ruge hebben deze mening op de achtergrond gedrongen. Pas in 1906 zou voor het eerst het werk van Bruch worden bevestigd door Kravetz⁴⁴, die bij het varken ook twee, van de ribben onafhankelijke, lijsten ziet optreden; met welke waarneming het onderzoek van Whitehead en Waddell⁸⁶ (1912) volkomen in overeenstemming is.

Gesteund door hetgeen T. J. Parker⁶¹ (1890), Haswell⁸⁵ (1884) en White⁸⁵ (1896) bij enige Selachiërs vonden, en afgaande op de figuren uit het grote werk van W. K. Parker⁶⁴ (1868), ziet Hanson³² (1919) een geneties verband tussen schoudergordel en sternum, die volgens hem van eenzelfde mesenchym-aanleg afkomstig zouden zijn. Hij bevestigt hiermee de waarnemingen van Paterson^{67 68 69}. De ontdekking van Broom⁷ (1897), dat bij embryos van *Trichosurus vulpecula* en *Petrogale penicillata*, vroeg-embryonaal het kraakbenig coracoid en het sternum zonder grens in elkaar zouden overgaan, hetgeen Watson⁸¹ (1918) bevestigt, zou Hanson's opvattingen, die enigzins doen denken aan de theoriën van Parker, Howes en Goette, versterken. In

zijn juist verschenen publikatie⁹⁰ vindt hij bij de Opossum een dergelijke verhouding als Broom en Watson bij de Australiese representanten der Buideldieren beschreven.

Vermeld dient ook nog te worden de indeling van C. Rabl (Ueber einige Probleme der Morphologie. Anatom. Anzeiger. Bd. 23, 1903); hij onderscheidt drie principieel verschillende „Sternalbildungen” en wel:

1^o als phylogeneties oudste die, welke in het proximale deel van de linea alba, onafhankelijk van de ribben zou ontstaan, en de afsluiting van de schoudergordel veroorzaakt; hierin zou niet alleen de funktionele betekenis liggen, maar tegelijk het causale moment voor het ontstaan. Bij Anuren het best ontwikkeld, valt het weer uiteen in een voorste en in een achterste stuk. Bij Stegocephalen en Reptielen zou dit omosternum (Rabl) vervangen zijn door het episternum, dat dezelfde funktionele betekenis zou hebben.

2^o het kostale of pleuro-sternum, bij Amnioten voorkomend; een produkt van de ribben en met het omosternum verbonden, als dit aanwezig is, zoals bij Reptielen.

3^o. het parasternum van Krokodillen, Rhynchocephalen en fossiele Reptielen; onafhankelijk van de ribben ontstaand.

HOOFDSTUK IV.

Episternum.

In hoever men bij Zoogdieren mag spreken van een episternum, homoloog aan dat der Lacertilia, is een tot dusver onopgelost vraagstuk. Zowel bij de tegenwoordige Reptielen, (uitgezonderd Cheloniërs, Ophidiï, Chamaeleon en Anguis), als bij de fossielen van Stegocephalen en Palaeohatteria, is dit aanwezig als een ongepaarde beenplaat, ventraal van de clavicula en van het sternum, caudaal vaak in een dolkvormig eind overgaand. Bij de homologisering van het episternum der Zoogdieren staat men voor twee moeilijkheden. De eerste doet zich voor bij de ligtingsverhouding; volgens de vergelijkend-anatomiese opvattingen van Wiedersheim, Gegenbaur e.a. zou n.l. bij Zoogdieren het episternum craniaal

van het eigelijke sternum liggen. De tweede moeilijkheid geeft de ontwikkeling. Bij de Reptielen wordt het n.l. gepaard, niet kraakbenig gepraeformeerd aangelegd; het is hier dus een sekundair been evenals de clavicula en de dekbeenderen van de schedel; deze aanleg wordt door alle onderzoekers bevestigd: Rathke⁷³ 1853 (blz. 22—25), Gegenbaur²² 1864, Max Fürbringer¹⁹ 1902, Sabatier⁷⁷ 1879 en Max Müller⁵⁸ 1900; aan seriesneden van een embryo van *Lacerta muralis* zag ik deze sekundair-benige aanleg ook. Daarentegen nemen Goette²⁹ en Hoffmann³⁸ een rudimentaire kraakbenige grondslag van het skeletstuk bij de Reptielen aan. Volgens de opvatting van Wiedersheim²² (1892) ontstond bij de Stegocephalen en de andere fossiele Amphibiën en Reptielen de, zich door de grote rijkdom aan been kenmerkende, schoudergordel voor een groot gedeelte, in elk geval in het episternale deel uit een kraakbenige aanleg, tegen welke mening palaeontologen als Credner e.a. zich verzetten.

Neemt men nu, zoals Gegenbaur, Wiedersheim e.a. bij Zoogdieren een kraakbenig voorstadium aan, en beschouwt men het homolog aan het als dermaal been gepraeformeerde episternum der Sauriërs, dan schijnt mij deze homologisering wel enigzins gewaagd. Het zou echter mogelijk kunnen zijn, dat het ontwikkelingsproces bij de Zoogdieren als het oorspronkelijke te beschouwen zou zijn, terwijl bij de Reptielen een verkorting van de oorspronkelijke toestand heeft plaats gevonden, waarin het kraakbenig tussenstadium wordt overgeslagen, dat bij de voorouders der hedendaagse Reptielen nog wel aanwezig geweest is. De palaeontologie van het episternum der Zoogdieren is tot heden nog slecht bekend; deze heeft ons op dit punt niet veel verder gebracht. Een direct geneties verband tussen het gelijknamige skeletstuk van Reptielen en Zoogdieren is niet aangetoond. Slechts de Monotremen bezitten een episternum zoals de Hagedissen; omtrent de ontwikkeling is echter weinig bekend, of het kraakbenig is gepraeformeerd, dan wel of het als sekundair been wordt aangelegd, is nog onuitgemaakt. Volgens Gegenbaur²⁷ (1898) zou er van het craniale deel van het „kostale sternum” een „Fortsatzbildung” uitgaan, het z.g.n. prosternum, dat bij alle Zoogdieren aanwezig is; als „Belegknochen” vergroeit hiermee het episternum, dat samenhangt met de klavikel (blz.

300—302). Dit prosternum zou volgens *Gegenbaur* zijn op te vatten als het episternum, daar bij de *Monotremen* het laatstgenoemde skeletstuk er door wordt geassimileerd; bovendien zou de vorm van het rostrale deel doen denken aan het episternum der *Reptielen*.

Zegt *Rathke*²⁷, dat het bij de *Sauriërs* ongepaard en direkt benig wordt aangelegd, *Goette*²⁰ en *Hoffmann*³⁸ zien een gepaarde aanleg, waarvan ze een rudimentaire kraakbenige grondslag aannemen. Door de afsplitsing van het gepaarde episternum van de *claviculae* zou het latere ongepaarde produkt dus een derivaat zijn van de schoudergordel.

Ook bij de *Anuren* zou volgens *Goette* het episternum uit de voortzetting der mediale einden der klavikels ontstaan. Dit wordt door *Wiedersheim*⁸² (blz. 212—214) ontkend. Hij zowel als *Lignitz*⁴⁷ (1897) zien bij embryos van *Rana* een oorspronkelijk gepaard, later ongepaard wordend, kraakbeenprodukt verschijnen, rostraal van het *procoracoid*. Ofschoon door *Wiedersheim* episternum genoemd, wordt het door hem niet gehouden voor het homologon van het episternum der *Reptielen*.

Dat het zich onafhankelijk van de klavikels ontwikkelt, ziet men bij *Krokodillen*; hier is een goed ontwikkeld episternum aanwezig, terwijl de klavikels, ook embryonaal, afwezig zijn; of ze bij de voorouders van de tegenwoordige *Krokodillen* voorkwamen is nog niet uitgemaakt.

De eerste, die ons een uitgebreide beschrijving van het episternum der *Zoogdieren* geeft, is *Gegenbaur*²² (1864). Langs vergelijkend-anatomiese weg komt hij tot de slotsom, dat het oorspronkelijke skeletstuk in de *phylogenese* uiteen zou vallen in twee laterale delen en een ongepaard middenstuk. Ook de *Amphibië*n zouden een kraakbenig gepraeformeerd episternum bezitten. Bij de mens zou het mediane deel gerepresenteerd worden door de *ossa suprasternalia*, terwijl de laterale stukken te vinden zouden zijn in de *menisci* van het *sterno-claviculaire* gewricht.

Enigzins anders drukt *Gegenbaur*²⁷ zich uit in 1898, waar hij voor het episternum twee verschillende elementen aanneemt, n.l. het prosternum, de craniale voortzetting van het kostale borstbeen, waaraan beiderzijds het *praeclavium* zich aansluit; het laatste is lateraal met de klavikel verbonden en is

hiervan ook een Abgliederung (Goette). Bij de mens zouden de ossa suprasternalia de restes zijn van het prosternum, de meniscus van het sterno-claviculairgewricht daarentegen zouden overeenkomen met het praeclavium. Ook Ruge⁷⁵ (1880) ziet in de meniscus van het gewricht tussen sleutelbeen en sternum een deel van het episternum bij de Primaten; deze onderzoeker durft echter niet met zekerheid aangeven, of het van claviculaire oorsprong is.

W. K. Parker⁶⁴ (1868) neemt aan, dat, behalve bij de Monotremen, de „interclavicle“ (= episternum der Sauriërs) bij de Zoogdieren niet meer zou voorkomen. Wel zou men hier aantreffen het episternum of omosternum van de kikvors. Dit omosternum nu van Parker beantwoordt aan de gepaarde laterale delen van het T-vormige episternum van Gegenbaur. Het zou een deel zijn van het precoracoid.

De eerste onderzoeker, die bij de mol de ontwikkeling van het episternum zou bestuderen, is Goette^{28 29}. Hij zegt,²⁹ (blz. 561. Taf. XXXI. fig. 25, 27 en 28), dat de aanleg wordt afgesplitst van de klavikels, waarna we er aan kunnen onderscheiden een kraakbenig dolkvormig mediaan deel, ventraal van het borstbeen gelegen en verder rostraal reikend dan het „kostale“ sternum, en twee, van het mediane element afgesplitste, ronde zijstukken, tussen het eerstgenoemde en de klavikels gelegen. De mediane aanleg zou de crista manubrii leveren, zodat volgens Goette de crista sterni van de mol evenals die der Vogels homoloog zou moeten zijn aan het episternum der Sauriërs (blz. 565). Bij het konijn zou van een eigelijk episternum geen sprake zijn; terwijl hier het middenstuk zou overgaan in het perichondrium van het manubrium én het lig. interclaviculare, zouden de zijdelingse delen ligamenteus worden.

C. K. Hoffman³⁸ stemt hiermee volkomen in, naar aanleiding van een onderzoek aan embryos van *Mus minutus*, *Centetes setosus* en *Erinaceus europaeus* (blz. 64 en Taf. VI. fig. 11 en 12). Volgens hem zou in het algemeen het middenstuk vergroeien of met het kostale sternum, of geassimileerd worden door het perichondrium, terwijl de rest wordt tot lig. interclaviculare; de laterale stukken zouden als kraakbenige of bindweefsel-restes blijven bestaan tussen klavikel en manubrium.

Bij mens-embryos zien Charlotte Müller⁵⁷ (1906) blz. 675 en Whitehead en Waddell⁵⁶ (1911) blz. 106, het episternum, als mesenchym aanwezig tussen de aanleg der beide klavikels, in een verder ontwikkeld stadium vergroeien met het manubrium.

Vat Huntington⁴⁰ (1918) het lig. interclaviculare met de ossicula suprasternalia samen op als episternum, Poirier⁷⁰ (1890) houdt de menisci van het sterno-claviculair-gewricht voor de restes ervan; deze worden door H. beschouwd als een derivaat van het coracoid, n.l. het epicoracoid, een opvatting, die geen der andere auteurs huldigt.

Bij het schaap is het Zimmermann⁸⁸ (1912) niet mogen gelukken een episternum te vinden. Paterson⁶⁸ (1902) zegt, blz. 777, dat bij de Primaten „the meniscus is not to be regarded as homologous with the rodent suprasternal cartilage, but is rather to be associated morphologically with the cartilaginous end of the clavicle. The suprasternal cartilages are differentiations of the presternal tissue, occurring in what will become the interclavicular ligament and may be looked upon as in a sense homologous with such structures as omo-sternum (frog) or interclavicle (reptiles)”.

Het blijkt derhalve, dat de verschillende onderzoekers als episternum niet allen hetzelfde element bij de hogere Zoogdieren beschrijven. Waar Gegenbaur en zijn aanhangers enerzijds een sekundair benig Reptielen-episternum aannemen, anderzijds bij de Anuren een kraakbenig episternum beschrijven, zoals ook Wiedersheim⁸² (1892) doet, ofschoon de laatste het Anuren-episternum niet homoloog acht aan dat der Sauriërs, terwijl het episternum der Zoogdieren altijd kraakbenig gepraeformeed zou zijn, is een homologie m.i. niet wel aan te nemen. Embryologische, noch palaeontologische feiten staven de mening van Gegenbaur. Integendeel, de ontwikkelingsgeschiedenis leert, dat er een grote kloof is, tussen het gelijknamige skeletstuk der Reptielen en der Zoogdieren. Voor het aannemen van een rudimentaire kraakbenige basis bij de hedendaagse of een primair-benig geworden episternum bij de uitgestorven Reptielen, heeft men geen enkel positief bewijs. Dat het bij Zoogdieren zijn zelfstandigheid heeft verloren, daar het in nauwe betrekking is gekomen met het kraakbenige sternum (Gegenbaur), is, zo lang ons geen

uitgebreid onderzoek van Monotremen en Buideldieren ten dienste staan, evenmin met absolute zekerheid te zeggen.

Afgezien ook nog van de ligging is het m.i. niet gerechtvaardigd om de, door Gegenbaur e.a. bij Zoogdieren als episternum aangeduide produkten, homoloog te stellen aan het gelijknamige skeletstuk der Reptielen.

Een sekundair-benig episternum heb ik aan het door mij onderzochte materiaal, noch bij embryos van *Talpa*, noch bij die van het konijn en evenmin bij de *Cavia* en bij de oudste, mij ten dienste exemplaren van *Tarsius spectrum* (20 mM.), *Sorex* (15 mM.) en *Erinaceus* (30 mM.) kunnen waarnemen.

Epicoracoid.

Voor het eerst bij een embryo van *Talpa* van 15 mM. zien we beiderzijds dorsaal van het manubrium een differentiëring in het celrijke weefsel, welks mediale begrenzing wordt gevormd door een dorsale voortzetting van het perichondrium van het sternum, dat lateraal ervan kontinueel is met dat van de clavicula (Pl. V, fig. 52). Van een aanleg van het sterno-claviculairgewricht is in dit jonge stadium nog geen sprake. Spoedig echter wordt nu het, tussen klavikel en manubrium gelegen, mesenchym minder kernrijk; spoelvormige celkernen verschijnen hier, die dorsaal doorlopen tot aan de grens van het perichondrium van de klavikel en de pas genoemde „prochondrale” aanleg (*epicor.*). Te midden van deze cellen nu verschijnt, het eerst bij een embryo van 16,5 mM., het gewricht (Pl. V, fig. 53). In dit stadium bezit het *epicor.* reeds minder celkernen en meer intercellulairsubstantie dan het omgevende mesenchym; met het sternum, noch met de klavikel staat het in verband. Kraakbeen verschijnt laat; op doorsneden is dit voor het eerst te zien bij een exemplaar van 24 mM. (Pl. V, fig. 54).

Granaal van genoemde aanleg is dan het sterno-claviculairgewricht duidelijk ontwikkeld; de spoelvormige cellen zijn enerzijds tegen het perichondrium van de klavikel, anderzijds tegen dat van het manubrium gedrongen. De gewrichtsspleet gaat dorsaalwaarts tot de ventrale bovengrens van het kraakbeenprodukt. Dit is van de dorsale vlakke van het manubrium

gescheiden door een karakteristieke weefselverdichting, beiderzijds gevormd door rijen van spoelvormige cellen, die van het perichondrium van de laterale zijden van het manubrium uitgaande, verlopen in een naar mediaal konvekse richting; een voortzetting van het perichondrium van de klavikel vormt de grens tussen dit gepaarde produkt en de kraakbeenaanleg epicor. (Pl. V, fig. 54). Naar caudaal, waar de kraakbeenaanleg aanwezig is, neemt deze weefselverdichting af in grootte en wordt geassimileerd door het perichondrium van het manubrium. Het kraakbeenprodukt reikt naar caudaal even ver als de klavikel; het ontwikkelt zich nu verder tot we bij een embryo van 44 mM. het zien als een grote gepaarde kraakbeenschijf, dorsaal van het manubrium (Pl. II, fig. 24). Bij het sternum van een volwassen mol zijn beide schijven verdwenen, mogelijk geassimileerd door het manubrium, dat een mediane diepe groef vertoont, welke aan het kraakbenige borstbeen niet te zien was.

Vragen we ons af, welke de morphologiese betekenis is van de beschreven kraakbeenaanleg, dan kunnen we, op grond van het kraakbenige voorstadium, het episternum direkt uitsluiten. Wat de ligtingsverhouding aangaat, bestaat er een in het oog vallende overeenkomst met de ligging van het epicoracoid van *Ornithorhynchus* en *Echidna*. Hier ligt het epicoracoid ten opzichte van het episternum en de claviculae dorsaal. De grote moeilijkheid is echter de geïsoleerde aanleg dorsaal van het manubrium, zonder mesenchymsamenhang met het niet duidelijk zelfstandig aangelegde kraakbenige coracoid van *Talpa*. Valt het dus voorlopig nog niet met absolute zekerheid uit te maken of de beschreven aanleg bij de mol werkelijk overeenkomt met het epicoracoid der Vogelbekdieren, de waarschijnlijkheid om dit aan te nemen is m.i. zeer groot. Er voor zouden pleiten de kraakbenige aanleg en de ligging ten opzichte van de clavicula en het manubrium. Mogelijk is het, dat de eigenaardige bouw van de schoudergordel bij de mol de oorzaak is van de geïsoleerde ligging van de kraakbeenaanleg. Een onderzoek naar de ontwikkeling van de schoudergordel van *Scaptonyx fuscicauda* zou ons misschien meer licht kunnen verschaffen. De afbeelding, die Anthony³ (1898) ons geeft van het rostrale gedeelte van het borstbeen van deze Chinese mol, Planche I, fig. 11a (door A. overgenomen van Milne-Edwards: Etude pour servir à l'histoire de la faune Mam-

malogique de la Chine, 1868) doet sterk denken aan een samenhang van coracoid en clavicula. De ontdekkingen van Broom⁷ (1897) en Watson⁸¹ (1918), dat vroeg-embryonaal bij *Trichosurus vulpecula* en *Petrogale penicillata* het kraakbenige coracoid en het sternum één geheel zijn en dat de degeneratie van het coracoid begint in het midden en voortschrijdt naar de uiteinden, waarbij het sternale stuk geheel zou verdwijnen, worden volkomen bevestigd door de jongste onderzoekingen van Hanson⁹⁰ (Nov. 1920) aan embryos van *Didelphys virginiana*. Het door Broom⁷ als ventrale uitbreiding van het kraakbenige coracoid beschreven „fan-shaped cellular element”, dat nog vlugger te gronde zou gaan dan het eigelijke coracoid, noemt hij (Br.), in vergelijking met de *Monotremen*, het epicoracoid. Al deze feiten pleiten m.i. sterk voor de homologie van het kraakbeenprodukt van *Talpa* en het epicoracoid der Vogelbekdieren.

Bij *Mus musculus* beschrijft Kravetz⁴⁴ (1905) beiderzijds twee, van de claviculae onafhankelijke, kraakbenige episternalia blz. 51—57 en fig. 38). Hij vindt, dat het niet met zekerheid valt uit te maken, of het indifferente weefsel, waaruit deze aanleg ontstaat, afkomstig is van het manubrium of van de clavicula. Volgens hem zou het episternaalapparaat, zowel van het sternum als van de clavicula zijn af te leiden. Naar hetgeen boven bij *Talpa* is beschreven, is het waarschijnlijk, dat de, door Kravetz genoemde „episternalia” van *Mus musculus*, overeenkomen met het epicoracoid.

Literatuuroverzicht:

Bij muizen, voornamelijk bij *Mus musculus* (fig. 2 blz. 179 en Taf. IV 9c) ziet Gegenbaur²² (1864) een ovaal kraakbeenprodukt tussen het episternum en de eerste rib; hij houdt dit voor een sternaal rudiment van het coracoid „wenn es auch nicht mit Bestimmtheit hingestellt werden darf” (blz. 193). Heel duidelijk zou het voorkomen bij *Crocidura*, minder duidelijk bij *Sorex*.

Ook W. K. Parker⁶⁴ (1868) beschrijft dit kraakbeenstukje bij *Sorex* als epicoracoid. Aan de door mij bestudeerde *Sorex*-embryos van het Embryologies Instituut te Utrecht, waarvan het oudste 15 mM. was, kon ik een dergelijke aanleg echter niet met zekerheid waarnemen.

Samenvattend overzicht.

Bij de Vogels zijn de achterste extremiteiten steeds verder ontwikkeld dan de voorste; bij Zoogdieren is het juist omgekeerd.

Het coracoid wordt als een zelfstandig kraakbeenelement aangelegd bij Selachiërs, Vogels en bij Zoogdieren (rond, konijn, varken, rat, egel, kat); het vergroeit spoedig met de kraakbenige scapula.

Bij Vogels en Zoogdieren worden zelfstandige kraakbeen-centra aangelegd voor het os ilium, het os pubis en het os ischium.

De clavicula, verschijnt het eerst als een mesenchymstreng, welke samenhangt met de kraakbenige scapula. Bij de Vogels ontstaat hieruit zonder kraakbenig tussenstadium het sekundair-benige skeletstuk. Bij Zoogdieren vindt men een direkte-beenkern, waaraan later eerst mediaal en, in een verder ontwikkeld stadium, ook lateraal kraakbeen optreedt; deze kraakbeenstukken hangen noch met de scapula noch met het sternum samen. Bij het konijn, de cavia en de kat verschijnt alleen de beenkern. Bij de mol (27 mM.) is er een gewricht tussen humerus en klavikel.

Het vliezig sternum ontstaat gepaard, onafhankelijk van de ribben, van het coracoid en van de klavikel, zowel bij de Vogels als bij de Zoogdieren. In het vliezige stadium ziet men geen segmentering van het borstbeen. Bij Vogels is de crista reeds duidelijk aan de nog niet vergoeide kraakbenige sternaal-helften; deze vergroeien van rostraal naar caudaal, dorsaal beginnend en naar ventraal voortschrijdend. Bij *Talpa* wordt het eerst de crista manubrii kraakbenig aangelegd; vervolgens ontstaat het corpus uit gepaard aangelegde kraakbeen-segmenten, tussen de ventrale kraakbenige ribuiteinden gelegen. Het laatste segment van het corpus is weinig ontwikkeld. De proc. xiph. wordt gepaard aangelegd. Een crista ontbreekt bij de egel, het konijn, de cavia, het varken, het rund en de kat. Bij het varken hangen de kraakbeensegmenten van elke kant samen; ook bij het rund hebben de elementen van het kraakbenige mesosternum niet zo'n zelfstandig karakter als bij de mol, de egel, het konijn en de cavia. Bij de mol en de egel treedt een mediane kraakbeenlijn op van het manubrium tot

de proc. xiph. Bij het konijn, de cavia en de kat kraakbeen-schijfjes. De verbening, het eerst optredend in het corpus sterni, is verschillend bij het konijn en de kat. Aan de been-kernen vindt men kraakbenige epiphysen, nog duidelijk aan het borstbeen van een volwassen witte muis.

Bij Vogels en Zoogdieren bestaat oorspronkelijk geen kraakbenige samenhang van ribben en borstbeen.

Een episternum is bij Vogels en placentale Zoogdieren afwezig.

Bij de mol verschijnt dorsaal van het manubrium het kraakbenig epicoracoid.

VERKLARING DER FIGUREN.

De met een * aangeduide figuren zijn door Prof. Dr. W. Noordenbos te Amsterdam afgestaan.

Plaat I.

- Fig. 1. Eend 8 $\frac{1}{2}$ dag. 14 mM. Vergroting 4 $\times$. Linker lichaamshelft. Humerus, radius, ulna en coracoid zeer duidelijk kraakbenig. Scapula (*sc*) nog nauwelijks zichtbaar. Femur, tibia, fibula en twee metatarsalia aangelegd; het ilium pas verschenen.
- Fig. 2. Kip 7 dagen. 12,5 mM. Vergroting 22 $\times$. Dwarssnede. Kraakbenig coracoid (*cor.*) en scapula (*sc*) afzonderlijk. Clavicula (*cl*) als ongedifferentieerd mesenchym van de schoudergordelaanleg ontspingend.
- Fig. 3. Eend 9 d., 5 u. 17,5 mM. Vergroting 22 $\times$. Dwarssnede. Furcula (*fu*), ontstaande uit de, in het mediaanvlak, met elkaar vergroeiende aanleg van de klavikels.
- Fig. 4. Kip 8 d., 4 u. 20 mM. Vergroting 84 $\times$. Dwarssnede. Verbening van het centrale gedeelte van de furcula; periost uit radiaal gerangschikte elementen. *oes.* = oesophagus.
- Fig. 5. Eend 12 d. 21 mM. Vergroting 10 $\times$. Dwarssnede. Processus acromialis furculae (*pr. acr.*) dorsaal en lateraal tegen het acromion (*acr.*). Acrocoracoid (*acrocor.*). *tr.* = trachea.
- Fig. 6. Eend 11 d. 19. mM. Vergroting 23 $\times$. Dwarssnede. Lig. sterno-claviculare (*lig. st. cl.*) als caudale

voortzetting van de furcula, mediaan, tussen de m.m. pectorales maj in.

- Fig. 7. Eend 12 d. 21 mM. Vergroting 10 $\times$. Dwarse snede. De m. rhomboideus superficialis (*m. rhomb. sup.*) insererend aan het dorsale deel der furcula. M. cucullaris (*m. cuc*) doorgesneden loodrecht op zijn vezelrichting.
- Fig. 8. Kip 13 d. 33 mM. Vergroting 10 $\times$. Dwarse snede. De pector. maj. omhult de klavikel. Lamé médiane antérieure ou horizontale (Harting) *l.m.a.* gevormd door de membraan, die de oorsprong van de pect. maj. dorsaal van de klavikel begrenst.
- Fig. 9. Kip 7 d. 12,5 mM. Vergroting 49 $\times$. Dwarse snede. Het kraakbenige sternale einde van het coracoid niet samenhangend met het vliezige sternum. Aanleg van de m. sterno-coracoideus (*m. st. cor.*).
- Fig. 10. Kip 7 d. 14,5 mM. Vergroting 49 $\times$. Dwarse snede. Het sternale deel van de kraakbenige eerste rib (r_1) van het borstbeen gescheiden door een mesenchym-verdichting.
- Fig. 11. Kip 8 d. 17 mM. Vergroting 11 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Vier kraakbenige ribben, niet één geheel met het kraakbenige sternum, waaraan proc. lat. ant. en post. goed zijn ontwikkeld. Aanleg van de crista (*cr.st.*) duidelijk een geheel met het overige borstbeen. Proc. obliq. nog niet kraakbenig.
- Fig. 12. Kip 8 d. 17 mM. Vergroting 48 $\times$. Dwarse snede. Crista duidelijk te onderscheiden van het overige kraakbenige sternum.

Plaat II.

- Fig. 13. Kip 9 d. 21 mM. Vergroting 11 $\times$. Dwarse snede. Dorsaal vergroeien beide helften van het kraakbenige sternum; de crista nog gepaard; beide helften gescheiden door mesenchym.
- Fig. 14. Kip 11 d. 25,5 M. Vergroting 11 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Kraakbenig sternum geheel voltooid; proc. obliquus ook kraakbenig.

- Fig. 15. Kip 10 d. Abnorm. Vergroting 24 $\times$. Dwarse snede. Crista sterni met kraakbenige zijvleugels, waarvan de *m. supracoracoideus* (*m. supracor*) en *m. pector. maj.* ontspringen.
- Fig. 16. Kip 10 d. Abnorm. Vergroting 24 $\times$. Dwarse snede. Het laterale deel der kraakbeenvleugels gaat zelfstandig caudaalwaarts.
- Fig. 17. Talpa 8 mM. Vergroting 10 $\times$. Mikroskelet. Linker lichaamshelft. Humerus, radius, ulna en scapula kraakbenig.
- Fig. 18. Mus decumanus 12,5 mM. Vergroting 10 $\times$. Mikroskelet. Van rostraal gezien. Acromion (*acr.*) een smalle kraakbeenspanng. Geen crista scapulae. Proc. corac. (*cor.*) zelfstandig aangelegd. Humerus, ulna en radius, metacarpalia.
- Fig. 19. Acanthias vulgaris 43 mM. (den Helder.) Vergroting 10 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Het embryo ligt op zijn rechter lichaamshelft. In de kieuwbogen reeds kraakbeenvorming (in de fig. niet aangegeven). Coracoid en scapula zelfstandig kraakbenig.
- Fig. 20. Erinaceus 15 mM. Vergroting 48 $\times$. Dwarse snede. Verbening van het acromiale deel van de klavikel; perichondrale verbening van het laterale deel van het sternale kraakbeen. Lig. coraco-claviculare aangelegd (*lig. cor. clav.*).
- Fig. 21. Erinaceus 30 mM. Vergroting 23 $\times$. Dwarse snede. Perichondrale ossificatie van het laterale kraakbeen van de klavikel.
- *Fig. 22. Talpa 11 mM. Vergroting 45 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Aanleg van de mediale kraakbeenkomponente (*m. k.*) van de klavikel; gepaarde aanleg van de crista sterni, en het eerste paar kraakbenige sternalesegmenten (*st.s.*).
- *Fig. 23. Talpa 15, mM. Vergroting 23 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Beide kraakb. componenten van de klavikel (*m. kr.* en *l. kr.*) verschenen. Van het manubrium uit, gaat een mediaan kraakbeenprodukt (*m. pr.*) tot aan het 5e mesosternaalsegment; de vier voorste segmenten zijn reeds ongepaard.

- *Fig. 24. Talpa 44 mM. Vergroting 23 $\times$. Mikroskelet. Van dorsaal gezien. Klavikels in het middenbenig met een dunne laag kraakbeen mediaal en lateraal. Epicoracoid (*epicor.*) dorsaal tussen de klavikel en het manubrium. Van het mesosternum zijn het eerste en het tweede segment niet meer met het overige in kraakbenige verbinding.

Plaat III.

- Fig. 25. Talpa 27 mM. Vergroting 23 $\times$. Dwarze snede. Gewrichtsspleet tussen humerus en klavikel. Aanleg van het lig. acromio-claviculare. Gewrichtsspl. van het sterno-claviculairegewricht duidelijk. Craniaal deel van het episternum nog getroffen.
- Fig. 26. Kat 15 mM. Vergroting 48 $\times$. Dwarze snede. Het ventrale uiteinde van de eerste rib (r_1) onafhankelijk van de mesenchymateuze sternaalband (*st.b.*).
- Fig. 27. Varken 22,2 mM. Vergroting 48 $\times$. Dwarze snede. Beide vliezige sternaalbanden (*st.b.*), craniaal van de eerste rib, met het mesenchym, dat beide verbindt.
- Fig. 28. Varken 23,5 mM. Vergroting 48 $\times$. Dwarze snede. Beide sternaalbanden nog vliezig, onafhankelijk van de ventrale kraakbenige uiteinden der eerste ribben (r_1). Het mesenchym tussen beide, in het mediaanvlak dichter, gaat naar ventraal over in de bekleding van de pericardiaalholte (*per.*).
- *Fig. 29. Talpa 11 mM. Vergroting 45 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Aanleg van de crista sterni (*cr.st.*) als gepaarde kraakbeenaanleg, onafhankelijk van de ribben. Tussen de 2e en 3e rib (r_2 en r_3) is een gepaard sternaalsegment in aanleg. Klavikel nog geen kraakbeen.
- *Fig. 30. Talpa 11 mM. Vergroting 23 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Dorsaal van de gepaarde, doch onderling vergroeïende crista, de kraakbeen-aanleg van het manubrium (*man.*); gepaarde aanleg van de eerste twee segmenten van het kraakbenige corpus sterni (*st.s.₁* en *st.s.₂*)

- *Fig. 31. Talpa 12 mM. Vergroting 23 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Vijf gepaard aangelegde segmenten van het mesosternum. De gepaarde aanleg van het eerste segment door kraakbeen verenigd, dat ook tussen de delen van het tweede segment verschijnt. Crista manubrii ongepaard.
- *Fig. 32. Talpa 14 mM. Vergroting 23 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Vier segmenten van het corpus sterni ongepaard; het vijfde is nog gepaard, wordt nog bereikt door de mediane kraakbeenverbinding (*m. pr.*)
- *Fig. 33. Talpa 15 mM. Vergroting 23 $\times$. Mikroskelet. Van dorsaal gezien. Het rostrale deel van het manubrium is verwijderd. Alle segmenten van het corpus sterni ongepaard. De mediane kraakbeenverbinding gaat tot aan het einde van het vijfde segment. Aanleg van de ongepaarde proc. xiphoideus.
- *Fig. 34. Talpa 19 mM. Vergroting 23 $\times$. Mikroskelet. Van links gezien. De vier voorste segmenten van het corpus nog duidelijk zichtbaar, het vijfde niet meer. De proc. xiph. hangt samen met het dorsale gedeelte van het corpus.
- Fig. 35. Talpa 15 mM. Vergroting 48 $\times$. Dwarze snede. Eerste rib vrij van het manubrium, dat een sterke crista bezit. Perichondrium van de eerste rib hangt samen met dat van het dorsale deel van het manubrium.
- Fig. 36. Talpa 15 mM. Vergroting 48 $\times$. Dwarze snede. Het 4e segment van het corpus gepaard, samenhangend door het mediane kraakbeenprodukt met het 3e. Rib 5 door mesenchym van het kraakbeen gescheiden.
- Fig. 37. Talpa 27 mM. Vergroting 48 $\times$. Dwarze snede. Door mesenchym is het manubrium verbonden met het 1e segment van het corpus (*st.s₁*). We zien beide nog juist op de snede getroffen. Ribben door mesenchym van het sternum gescheiden; in dit mesenchym is de richting der celrijen sagittaal met een konkaviteit naar de rib.

P l a a t IV.

- Fig. 38. Erinaceus 19 mM. Vergroting 48 $\times$. Dwarze snede. Gepaarde aanleg van het manubrium nog duidelijk, hoewel het reeds één geheel is. De ribben door mesenchym er mee verbonden.
- *Fig. 39. Konijn 24 mM. Vergroting 23 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Manubrium en vier gepaarde mesosternaal-segmenten één kraakbenig geheel, vrij van de 7 ribben. Tegenover de aanhechting van de 2e tot de 7e rib, treedt een kraakbeenverdichting (*sch.*) in het mediaanvlak op.
- Fig. 40. Konijn 35 mM. Vergroting 23 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Aanleg van het 5e gepaarde mesosternaal-segment en van de gepaarde proc. xiph. Kraakbeenverdichting tegenover de rib-aanhechtingen.
- Fig. 41. Kat 46,5 mM. Vergroting 11 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Negen kraakbenige ribben, niet samenhangend met het sternum. Tegenover de ventrale uiteinden der ribben schijfvormige kraakbeenverdichtingen (*sch.*). De beencentra (*b.c.*) aangelegd in het corpus als kraakbeenverdichtingen, omgeven door een „hof.”
- Fig. 42. Konijn 18 dagen. 27 mM. Vergroting 48 $\times$. Dwarze snede. Manubrium en 'teerste segment van het corpus, waaraan de gepaarde aanleg nog duidelijk. Tussen beide de kraakbeenschijf.
- *Fig. 43. Varken 32 mM. Vergroting 23 $\times$. Mikroskelet. Van dorsaal gezien. Het gepaarde manubrium proximaal één geheel. Aan de divergerende kraakbeenlijsten zijn drie duidelijke mesosternaalsegmenten zichtbaar; het vierde is minder duidelijk. De proc. xiph. ontstaat uit dat deel van de kraakbeenlijst, dat ligt distaal van de 7e rib.
- Fig. 44. Varken 25 mM. Vergroting 23 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Gepaarde aanleg van het manubrium.

P l a a t V.

- *Fig. 45. Rund 38 mM. Vergroting 11 $\times$. Mikroskelet. Van

ventraal gezien. Manubrium gepaard, nog niet vermolten tot één geheel; vrij van het corpus, waaraan duidelijk vier sternaalsegmenten zijn. Aanleg van de proc. xiphoideus. Ribben uit twee kraakbeenstukken.

- Fig. 46. Varken 25,4 mM. Vergroting 10 $\times$. Frontale snede. Rostrale gepaarde aanleg van het manubrium nog gescheiden door mesenchym, dat caudaal overgaat in de begrenzing van pericardiaalholte; ook het 1e segment van het corpus reeds kraakbenig.
- Fig. 47. Konijn 22 dagen. 43 mM. Vergroting 13 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Aanleg der beenkernen (*b.c.*) aan het kraakbenig geheel; donkere zônes craniaal en caudaal van elke beenkern. Ribben vrij van het sternum.
- Fig. 48. Konijn 24 dagen. 47 mM. Vergroting 42 $\times$. Dwarze doorsnede. Snede tussen 1e en 2e rib in. Van het perichondrium gaan bloedvaten (*bld.v.*) naar de beenkern (*b.c.*) Ventraal is het kraakbeen van de donkere zône niet in een netwerk uiteengevallen; het verschilt niet van dat van de ribben.
- Fig. 49. Kat 60 mM. Vergroting 11 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Het caudale deel, met de beenkernen, welke omgeven zijn door een lichtere hof, die naar boven en naar beneden door een zeer donker gekleurde zône is begrensd. Tussen de afzonderlijke ribben zien we de kraakbeenschijven. Ribben vrij van het sternum.
- Fig. 50. Konijn, pasgeboren, 97 mM. Vergroting 5 $\times$. Mikroskelet. Van ventraal gezien. Beenkernen in het manubrium, in de drie eerste segmenten van het corpus en in de proc. xiphoideus; het „schild” hiervan aangelegd. Epiphysen (*ep.*) van 't manubrium en in de drie eerste segmenten van het corpus duidelijk.
- Fig. 51. Cavia, pasgeboren, 83 mM. Vergroting 10 $\times$. Dwarze snede. De beenkern van het tweede segment van het corpus nog juist rostraal getroffen. Aanleg van de meniscus (*men.*).

- Fig. 52. Talpa 15 mM. Vergroting 42 $\times$. Dwarse snede. Kraakbenig manubrium en mediale deel klavikel; dorsaal het epicoracoid (*epicor.*) zich differentiërend.
- Fig. 53. Talpa 16,5 mM. Vergroting 42 $\times$. Dwarse snede. Epicoracoid verder ontwikkeld. Spoelvormige elementen tussen klavikel en sternum. Gewichtsspleet aangeduid (*g*).
- Fig. 54. Talpa 24 mM. Vergroting 42 $\times$. Dwarse snede. Kraakbenig epicoracoid gescheiden van het manubrium.
-

GERAADPLEEGDE LITERATUUR.

1. 1883. P. Albrecht. Sur les Copulae intercostoidales et les hemisternoides du sacrum des mammifères. Bruxelles. 1883.
2. 1884. P. Albrecht. Sur les éléments morphologiques du manubrium du sternum chez les mammifères. Livre jubilaire de la société de médecine de Gand. 1884.
3. 1898. R. Anthony. Du sternum et de ses connexions avec le membre thoracique dans la série des mammifères. Thèse de Lyon. 1898.
4. 1901. M. Anthony. Notes sur la morphologie du sternum chez les mammifères. Bulletins et mémoires de la société d'anthropologie de Paris. 1901.
5. 1879. K. Bardeleben. Ueber das Episternum des Menschen. Jena'sche Zeitschr. f. Naturwissenschaften. Neue Folge. Bd. 6.
6. 1828. K. A. von Baer. Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Königsberg.
7. 1897. R. Broom. On the existence of a sterno-coracoidal articulation in a foetal Marsupial. Journ. of Anatomy and Physiol. Vol. XXXI. 1897. New series. vol. 11.
8. 1900. R. Broom. On the development and morphology of the marsupial shouldergirdle. Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XXXIX.
9. 1902. R. Broom. On the early condition of the shouldergirdle in the Polyprotodont Marsupials Dasyurus and Peramelles. Proceedings of the Linnean Society of N.S.W. Vol. XXVIII. 1902.
10. 1852. G. Bruch. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Knochensystems. Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesammten Naturwissenschaften. 1852.

11. 1853. C. Bruch. Ueber die Entwicklung der Clavicula und die Farbe des Blutes. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. IV. 1853.
12. 1891. R. H. Burne. On the variation and development of the Leporine sternum. Proceed. of the Zoological Society of London. 1891.
13. 1903. H. Eggeling. Ueber den oberen Rand des menschlichen Brustbeinhandgriffes. Anatom. Anzeiger. 1903. Bd. 23.
14. 1904. H. Eggeling. Zur Morphologie des Manubrium Sterni. Festschrift zum siebenzigsten Geburtstage von Ernst Haeckel. Jena. 1904.
15. 1906. H. Eggeling. Clavicula, Praeclavium, Halsrippen und Manubrium Sterni. Anatom. Anzeiger, Bd. 26. 1906.
16. 1913. E. Fawcett. The development and ossification of the human clavicle. Journ. of Anatomy and Physiol. Vol. 47. Third series. Vol. 8. 1913.
17. 1910. D. C. L. Fitzwilliams. Hereditary cranio-cleido-dysostosis. The Lancet. 19 Nov. 1910.
18. 1888. Max Fürbringer. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam u. Jena. 1888.
19. 1902. Max Fürbringer. Zur vergleichenden Anatomie d. Brustschulterapparates u. d. Schultermuskeln. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 36. 1902.
20. 1900. E. Gaupp. Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. X. 1900. Wiesbaden 1901.
21. 1859. C. Gegenbaur. Vergleichende Anatomie d. Wirbelthiere.
22. 1864. C. Gegenbaur. Ueber die episternalen Skelettheile und ihr Vorkommen bei den Säugethieren und beim Menschen. Jenaische Zeitschr. f. Medizin und Naturwissenschaft. Bd. I. 1864.
23. 1864. C. Gegenbaur. Ein Fall von erblichem Mangel der Pars acromialis claviculae. Jen. Zeitschr. f. Med. und Naturwissensch. Bd. I. 1864.

24. 1865. C. G e g e n b a u r. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie d. Wirbelthiere. Zweites Heft. 1865.
25. 1874. C. G e g e n b a u r. Grundriss d. vergleichenden Anatomie.
26. 1876. C. G e g e n b a u r. Einige Bemerkungen zur Goette's „Entwicklungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere". Morpholog. Jahrbuch. Bd. I.
27. 1898. C. G e g e n b a u r. Vergleichende Anatomie d. Wirbelthiere. Bd. I.
28. 1875. A. G o e t t e. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig. 1875. Voss.
29. 1877. A. G o e t t e. Beiträge zur vergleich. Morphologie d. Skeletsystems d. Wirbelthiere. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XIV. 1877.
30. 1919. F. B. H a n s o n. The development of the sternum in *Sus scrofa*. Anatom. Record. Vol. 17. Number I. 1919.
31. 1919. F. B. H a n s o n. The coracoid of *Sus scrofa*. Anatom. Record. Vol. 16. 1919.
32. 1919. F. B. H a n s o n. The ontogeny and phylogeny of the sternum. American Journal of Anatomy. Vol. 26. 1919.
33. 1920. F. B. H a n s o n. The development of the shoulder-girdle of *Sus scrofa*. Anatom. Record. 20th February 1920.
34. 1862. P. H a r t i n g. L'appareil épisternal des oiseaux. Verhandelingen van het provinciaal Utrechtsch genootschap voor Kunsten en Wetenschappen. Nieuwe Reeks. Eerste deel. Derde stuk. 1862.
35. 1884. W. A. H a s w e l l. Studies on the Elasmobranch skeleton. Proceedings of the Linnean Society of New-South-Wales. Vol. IX. 1884.
36. 1830. T. J. l' H e r m i n i e r. Recherches sur le marche de l'ossification dans le sternum des oiseaux pour faire suite aux travaux de M.M. Cuvier et G. de St. Hilaire; présentées à l'Academie des Sciences. 1830. Annales Sciences natur. (2 Sér.) VI. Paris. 1836.

37. 1906. Hertwig. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.
Braus. Die Entwicklung d. Form d. Extremitäten u. d. Extremitäten-skeletts.
Schauinsland. Die Entwickl. d. Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein.
38. 1879. C. K. Hoffmann. Beiträge zur vergleich. Anatomie d. Wirbelthiere. Niederländ. Archiv f. Zoologie. Bd. V. 1879—1882.
39. 1891. G. B. Howes. The morphology of the sternum. Nature. Vol. 43. 1890—'91.
40. 1918. G. S. Huntington. Modern problems of evolution, variation and inheritance in the anatomical part of the medical curriculum. Anatom. Record. Vol. 14. 1918.
41. 1888. P. Jordan. Die Entwicklung der vorderen Extremität der Anuren Batrachiër. Inaugur. Diss. Leipzig 1888.
42. 1898. A. Kirchner. Das obere Brustbeinende und das ligamentum interclaviculare. Anatomische Hefte. Bd. X. 1898.
43. 1879. A. Kölliker. Entwicklungsgeschichte d. Menschen und d. höheren Thiere. Leipzig. 1879.
44. 1905. L. P. Kravetz. Entwicklungsgeschichte d. Sternums und d. Episternums d. Säugethiere. Bulletin de la société impériale des Naturalistes de Moscou. Année 1905.
45. 1901. Włodzimierz Kulczycki. Zur Entwicklungsgeschichte des Schultergürtels bei den Vögeln mit besonderer Berücksichtigung des Schlüsselbeines. (Gallus, Columba, Anas). Anatom. Anzeiger. Bd. 19. 1901.
46. 1889. M. A. Lavocat. Côtes et sternum des vertébrés. Mémoires de l'Acad. de Sciences de Toulouse. Sér. 9. Tome I.
47. 1897. W. Lignitz. Die Entwicklung des Schultergürtels beim Frosch. Inaug-Diss. Leipzig 1897.

48. 1885. Beatrice Lindsay. On the avian sternum. Proceedings of the zoologic. society of London for the year 1885.
49. 1902. W. H. Lewis. The development of the arm in man. Americ. Journ. of Anat. Vol. I. 1902.
50. 1871. W. Lühder. Zur Bildung des Brustbeins und Schultergürtels der Vögel. Journal f. Ornithologie. No. 113. 1871.
51. 1904. H. Lundvall. Ueber Demonstration embryonaler Knorpelskelette. Anat. Anzeiger. Bd. 25. 1904.
52. 1905. H. Lundvall. Weiteres über Demonstration embryonaler Skelette. Anat. Anzeiger. Bd. 27. 1905.
53. 1912. H. Lundvall. Ueber Skelettfärbung und Aufhellung. Anat. Anzeiger. Bd. 40. 1912.
54. 1906. F. P. Mall. On ossification centres in human embryos less than hundred days old. Americ. Journ. of Anat. Vol. V. 1906.
55. 1897. E. Mehnert. Kainogenese, eine gesetzmässige Abänderung der embryonalen Entfaltung, in Folge von erblicher Uebertragung in der Phylogeneese erworbener Eigenthümlichkeiten. Morphologische Arbeiten. Heft I. Bd. VII. 1897.
56. 1894. Ch. S. Minot. Lehrbuch d. Entwicklungsgeschichte d. Menschen. Deutsche Ausgabe. Leipzig 1894.
57. 1906. Charlotte Müller. Zur Entwicklung des menschlichen Brustkorbes. Morpholog. Jahrbuch. 1906. Bd. 35.
58. 1900. Max Müller. Die Reduktion d. Brustschultergürtels der Saurier bis zum völligen Verluste desselben. Inaug. Diss. Leipzig. 1900.
59. 1904. W. Noordenbos. Over de ontwikkeling van het chondrocranium bij zoogdieren. Diss. Groningen 1904.
60. 1890. T. J. Parker. On the origin of the sternum. Transactions and proceedings of the New-Zealand Institute 1890. Vol. XXIII. (Sixth of New Series) Wellington 1891.

61. 1890. T. J. Parker. On the presence of a sternum in *Notidanus indicus*. *Nature* 43. 1890—'91.
62. 1891. T. J. Parker. Observations on the anatomy and development of *Apteryx*. *Philosophical Transactions* 1891. Vol. 182 B.
63. 1892. T. J. Parker. Additional observations on the development of *Apteryx*. *Philosoph. Transact.* 1892. Vol. 183 B.
64. 1868. W. K. Parker. A monograph on the structure and development of the shouldergirdle and sternum in the Vertebrata. Ray Society. 1868.
65. 1890. W. K. Parker. On the Morphology of the Gallinaceae. *Transact. of the Linnean Society of London*. Second series. Vol. V. Zoology 1890.
66. 1891. W. K. Parker. On the Morphology of *Opisthocomus cristata*. *Transact. of the zoologic. society of London*. Vol. XIII. 1891.
67. 1901. A. M. Paterson. The sternum in its early development and ossification in man and mammals. *Journ. of Anatomy and Physiol.* Vol. XXXV. 1901.
68. 1902. A. M. Paterson. Development of the sternum and shouldergirdle in Mammals. *British medic. Journ.* Vol. II. 1902.
69. 1904. A. M. Paterson. The human sternum. Three lectures delivered at the Royal College of Surgeons of England. 1904.
70. 1890. P. Poirier. La clavicule et ses articulations. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.* Vingt-sixième année. 1890.
71. 1838. H. Rathke. Zur Entwicklungsgeschichte der Thiere, eine Bemerkung. *Arch. f. Anat. und Physiol.* (Müllers Archiv) 1838.
72. 1853. H. Rathke. Ueber den Bau und die Entwicklung des Brustbeins der Saurier. Königsberg 1853.
73. 1861. H. Rathke. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. 1861.

74. 1866. H. Rathke. Untersuchungen über die Entwicklung u. den Körperbau d. Krokodile. Herausgegeben von W. von Wittich. 1866. Braunschweig.
75. 1880. G. Ruge. Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbein und an der Sterno-clavicularverbindung des Menschen. Morphol. Jahrbuch. Bd. VI. 1880.
76. 1879. A. Sabatier. Comparaison des ceintures thoracique et pelvienne dans la série des vertébrés. Académie des Sciences et Lettres de Montpellier. Mémoires de la section des Sciences. Tome neuvième. Montpellier 1876—1879.
77. 1879. A. Sabatier. Morphologie du sternum et des clavicules. Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris. CXXIV. 1897. Tome I.
78. 1902. A. Sabatier. Du système sternal des Vertébrés. Comptes rendus de l'association des anatomistes. 4^{me} session. Bibliographie anatomique. Supplément. 1902.
79. 1895. F. Siebenrock. Das Skelet der Agamidae. Sitzungsberichte der kaiserlichen Academie der Wissenschaften zu Wien. Math. nat. Kl. C IV. 1e Abt. 1895 B. Wien.
80. 1907. F. Sonies. Ueber die Entwicklung des Chondrocaniums und der knorpeligen Wirbelsäule bei den Vögeln. Diss. Groningen 1907.
81. 1918. D. M. S. Watson. The evolution of the Tetrapod shouldergirdle and forelimb. Journ. of Anatomy. Vol. 52. Third series. Vol. 13. 1918.
82. 1892. R. Wiedersheim. Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere. Jena 1892.
83. 1902. J. W. van Wijhe. Eene nieuwe methode ter demonstratie van kraakbeenige mikroskeletten. Koninkl. Acad. v. Wetenschappen te Amsterdam. 30 April 1902.
84. 1890. H. Wincza. Ueber ein transitorisches Rudiment einer knöchernen Clavicula bei Embryonen eines Ungulaten. Morphol. Jahrb. Bd. 16. 1890.

85. 1896. P. h. J. W h i t e. A sternum in *Hechanchus griseus*. *Anatom. Anzeiger*. Bd. 11. 1896.
86. 1911. R. H. W h i t e h e a d and J. A. W a d d e l l. The early development of the mammalian sternum. *Americ. Journ. of Anatomy*. Vol. 12. 1911—1912.
87. 1890. L. Z e h n t n e r. Beiträge zur Entwicklung von *Cypselus melba*, nebst biologischen und osteologischen Details. *Archiv f. Naturgeschichte*. 1890. Taf. XI.
88. 1912. A. Z i m m e r m a n n. Ueber das Episternum der Schafe. *Anatom. Anzeiger*. Bd. 40. 1912.

Na beëindiging van mijn werk kreeg ik onderstaande publikaties onder ogen:

89. 1920. F. B. H a n s o n. The history of the earliest stages in the human clavicle. *Anatomical Record*. November 20th. 1920. Vol. 19.
 90. 1920. F. B. H a n s o n. The problem of the coracoid. *Anatomical Record*. November 20th. 1920. Vol. 19.
-

INHOUD.

	Bladz.
Materiaal en methode	1
Eerste Afdeling. Vogels	7
Hoofdstuk I. De aanleg der extremiteitengordels	7
Literatuuroverzicht	8
Hoofdstuk II. Clavicula	10
Literatuuroverzicht	13
Hoofdstuk III. Sternum	16
Literatuuroverzicht	21
Hoofdstuk IV. Een abnormaal sternum bij een kipembryo	25
 Tweede Afdeling. Zoogdieren	 27
Hoofdstuk I. De aanleg der extremiteitengordels	27
Hoofdstuk II. Clavicula	29
Literatuuroverzicht	36
Hoofdstuk III. Sternum	39
Literatuuroverzicht	54
Hoofdstuk IV. Episternum	61
Epicoracoid	66
Literatuuroverzicht	68
Samenvattend overzicht	69
Verklaring der figuren	71
Geraadpleegde literatuur	79

Plaat I

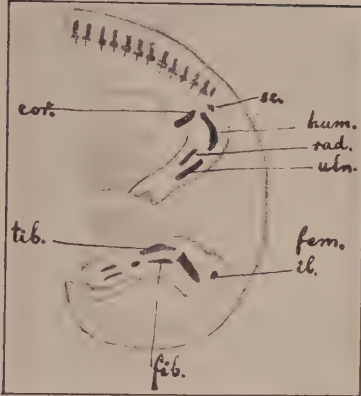


Fig. 1.

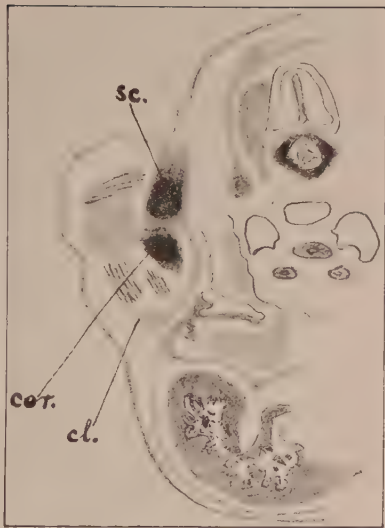


Fig. 2.

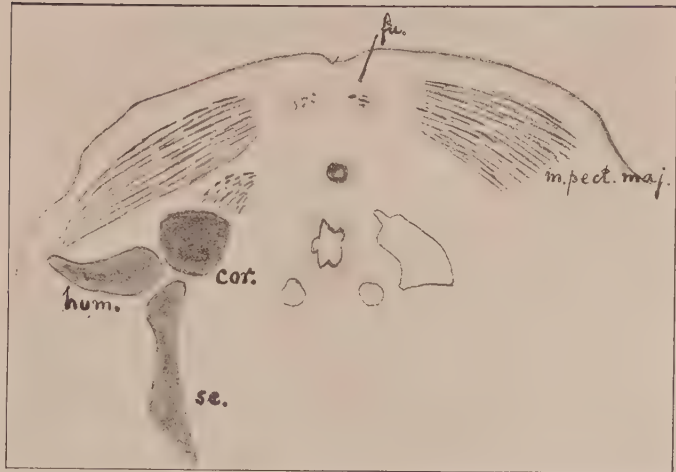


Fig. 3.

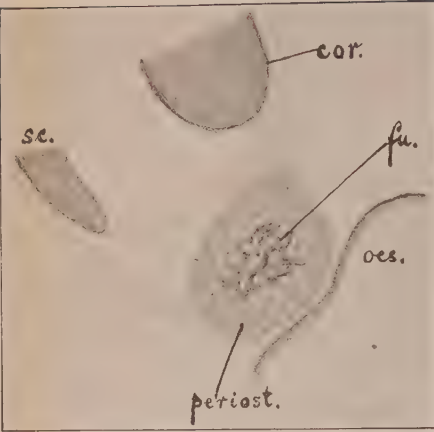


Fig. 4.



Fig. 5.

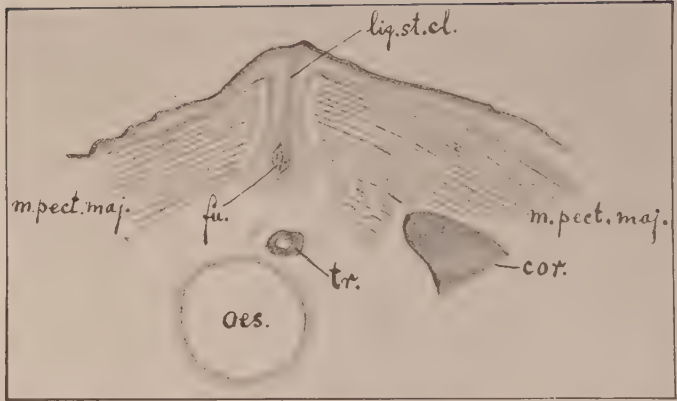


Fig. 6.

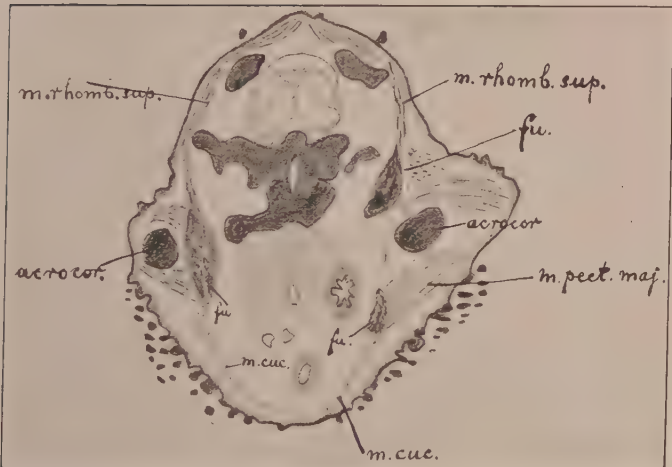


Fig. 7.

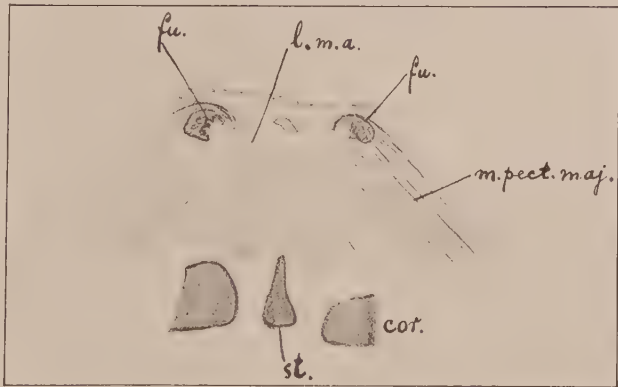


Fig. 8.

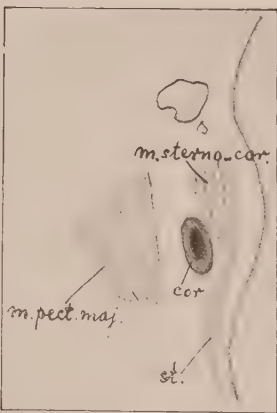


Fig. 9.

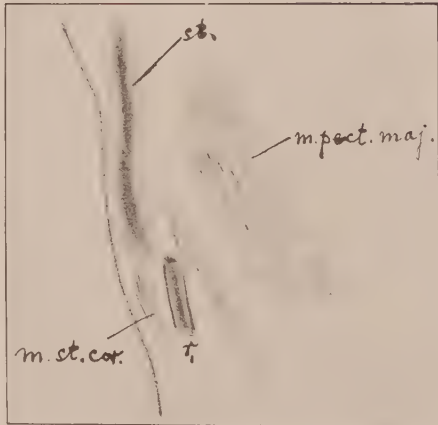


Fig. 10.

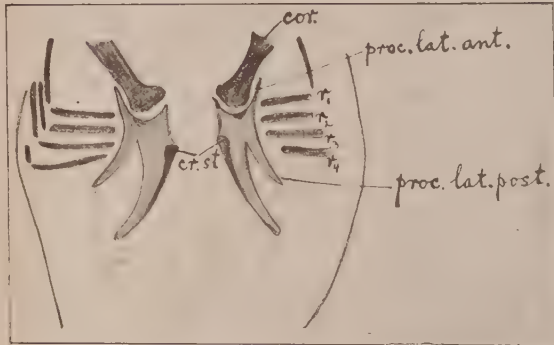


Fig. 11.

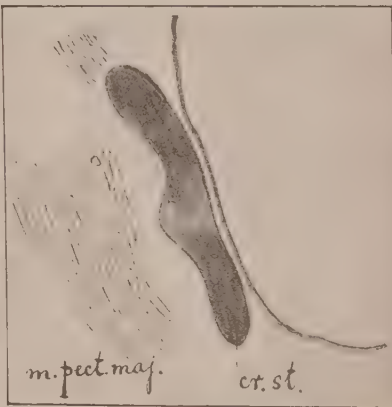


Fig. 12.

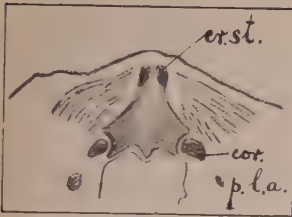


Fig. 13.

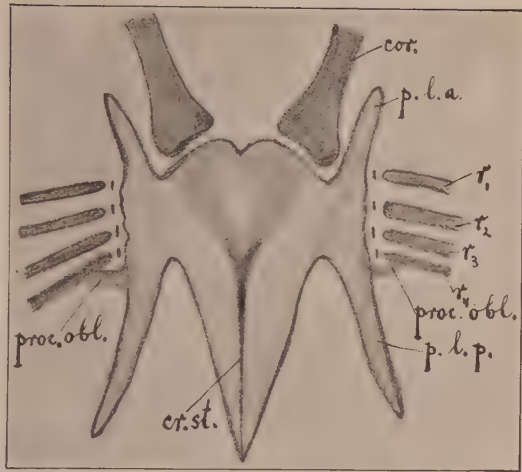


Fig. 14.

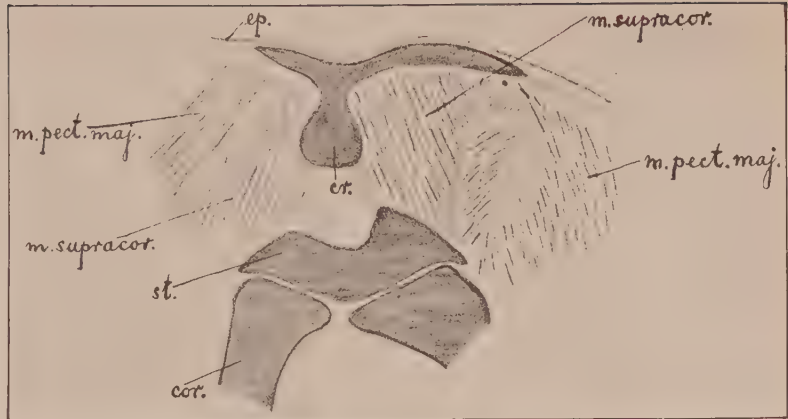


Fig. 15.

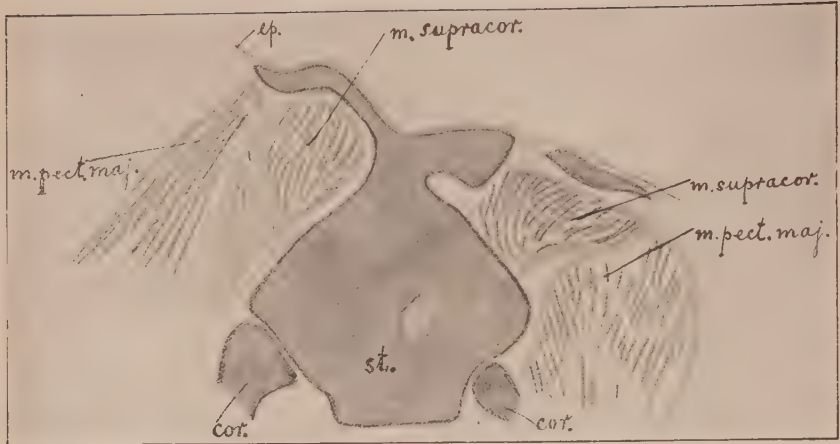


Fig. 16.

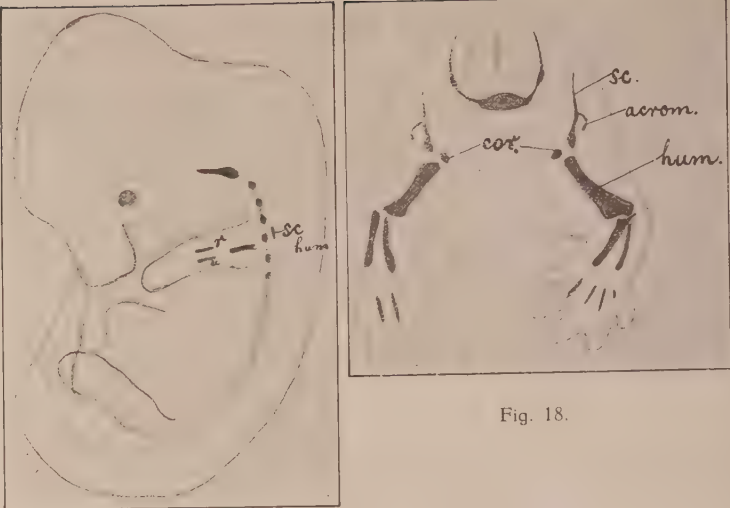


Fig. 18.

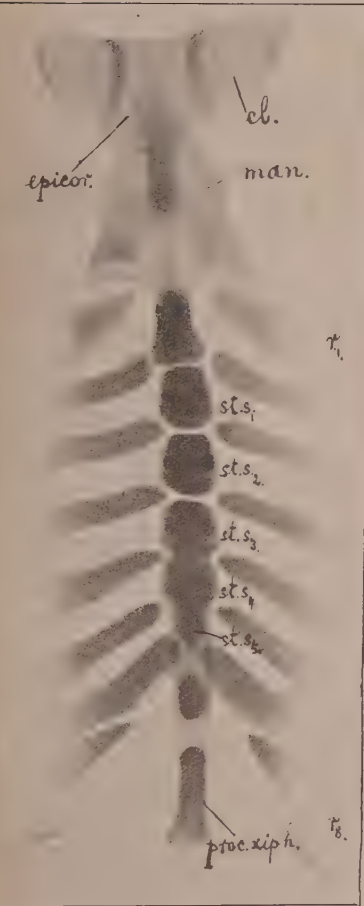


Fig. 24.*

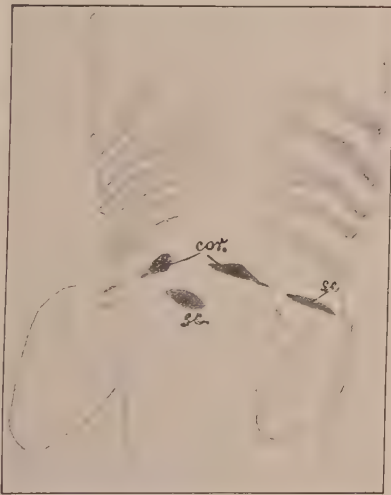


Fig. 19.

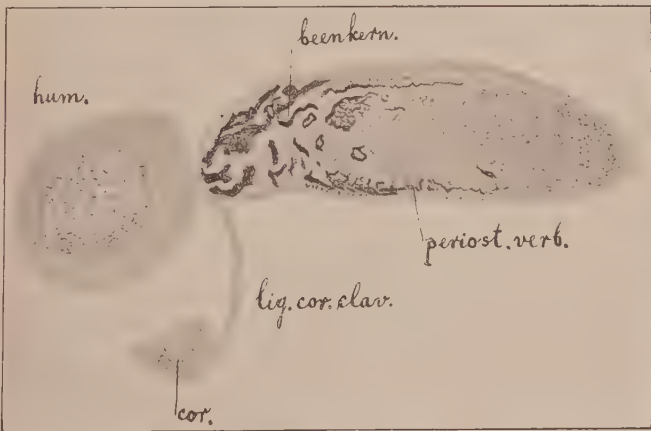


Fig. 20.

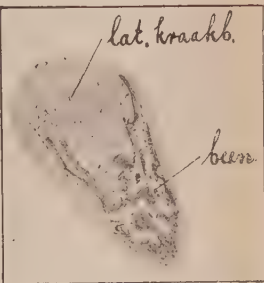


Fig. 21.

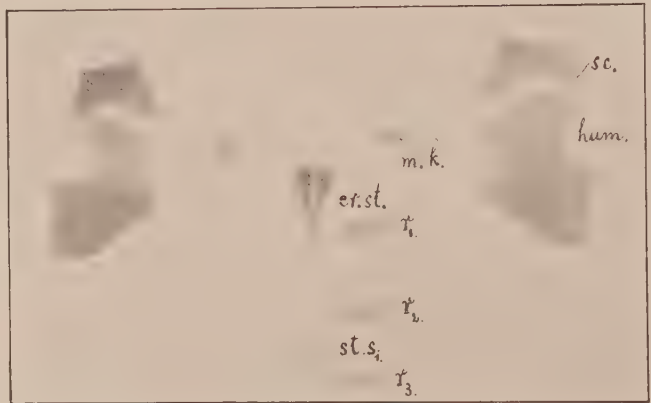


Fig. 22.*

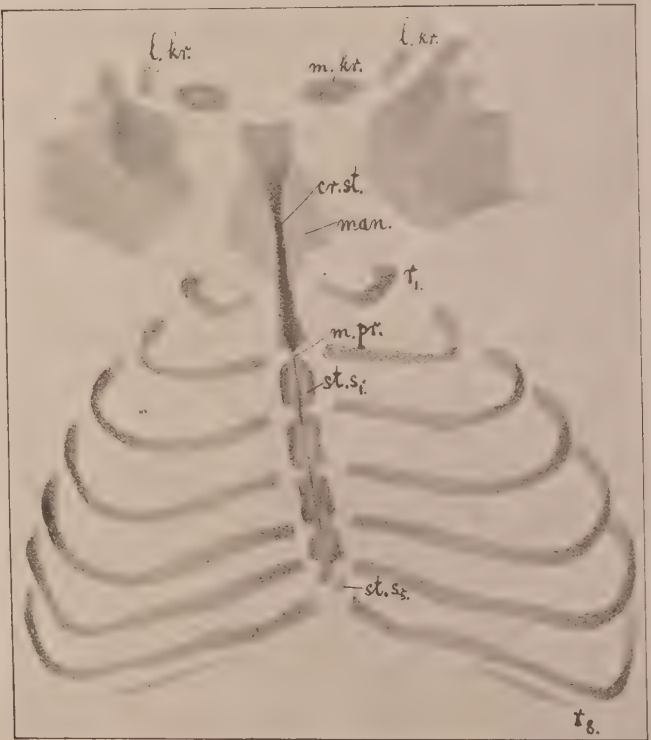


Fig. 23.*

Plaat III

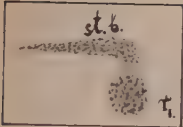


Fig. 26.

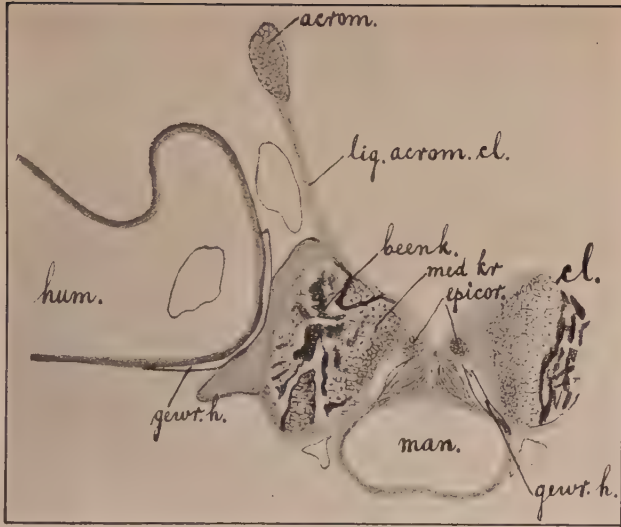


Fig. 25.

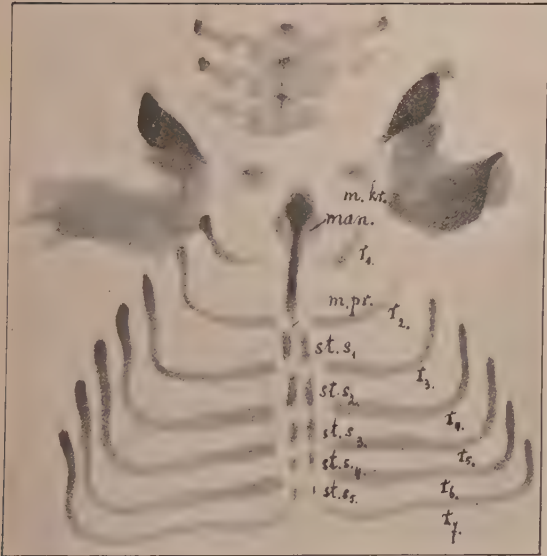


Fig. 31.*

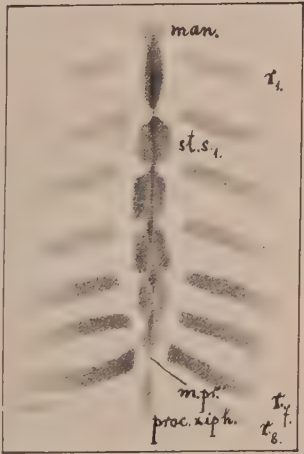


Fig. 33.*

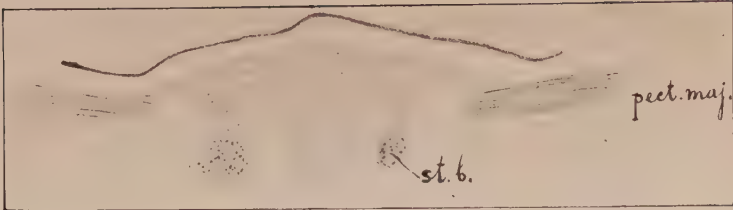


Fig. 27.

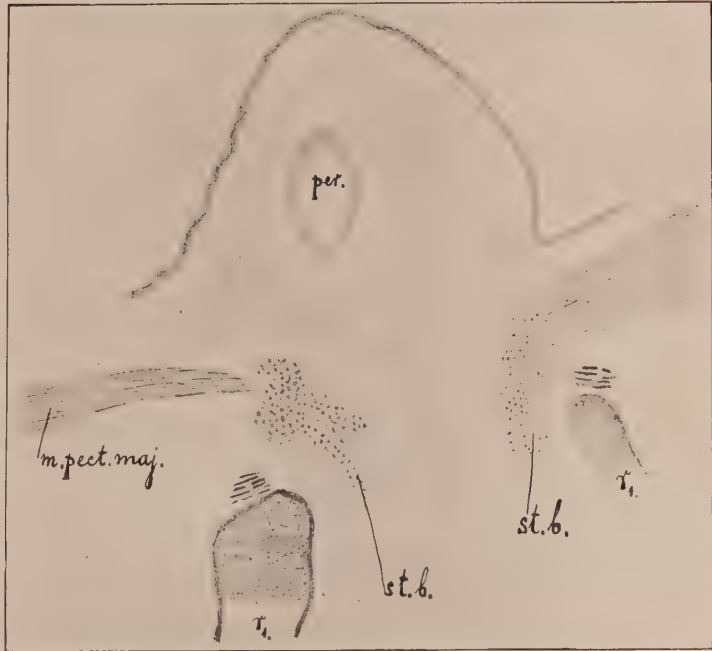


Fig. 28.

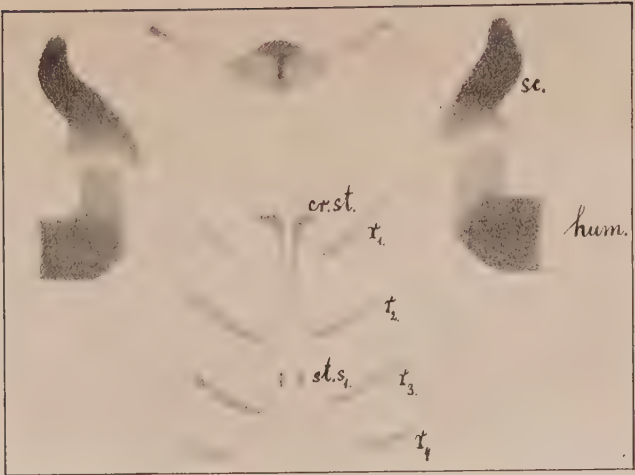


Fig. 29.*

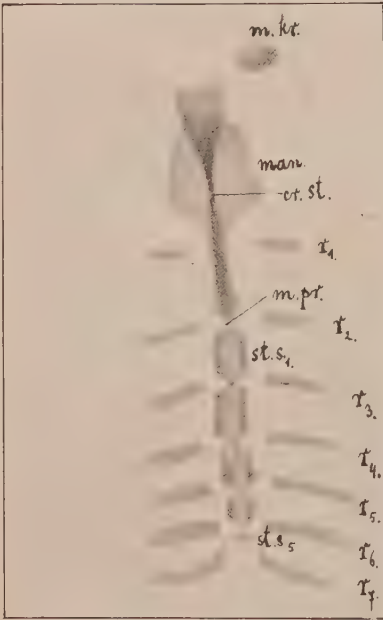


Fig. 32.*

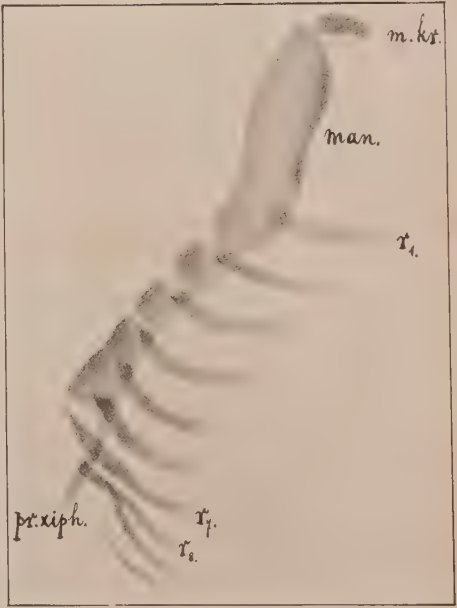


Fig. 34.*

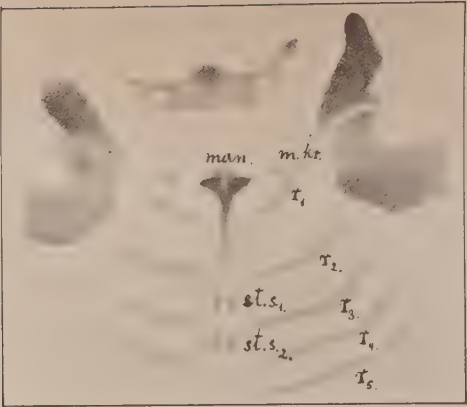


Fig. 30.*

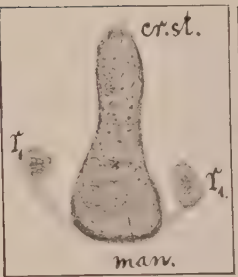


Fig. 35.

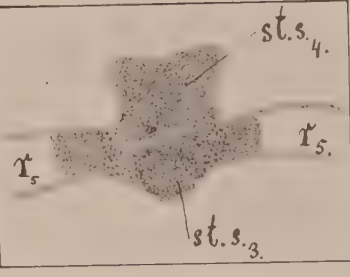


Fig. 36.

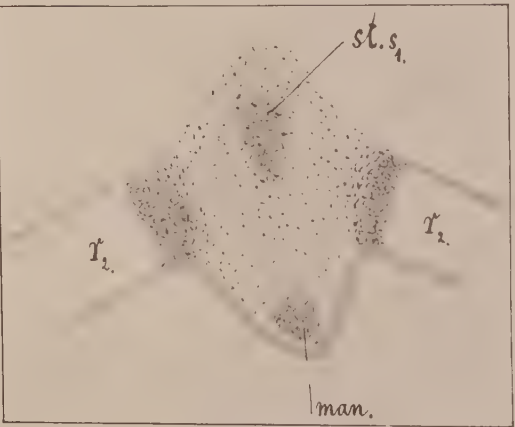


Fig. 37.

Plaat IV

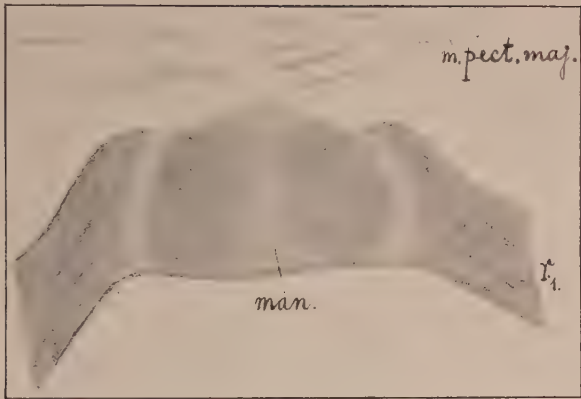


Fig. 38.

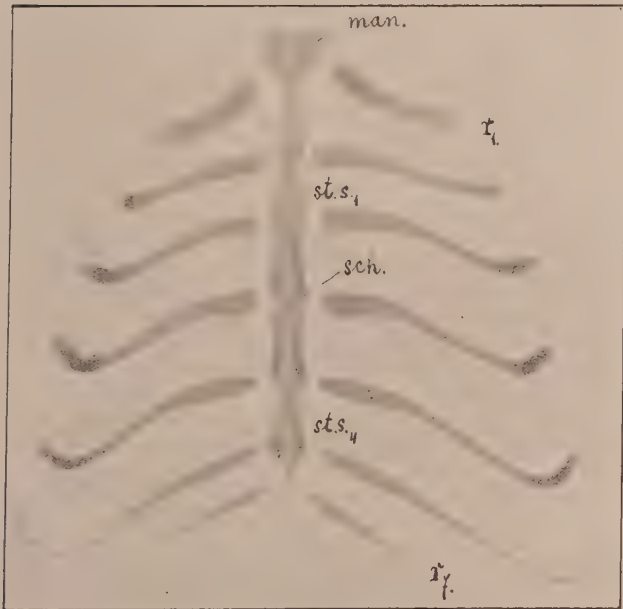


Fig. 39.*

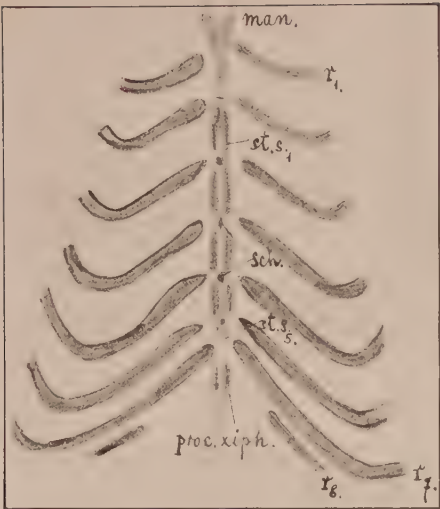


Fig. 40.

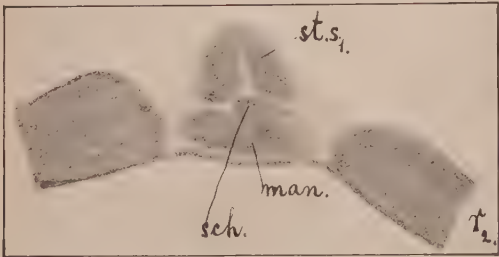


Fig. 42.

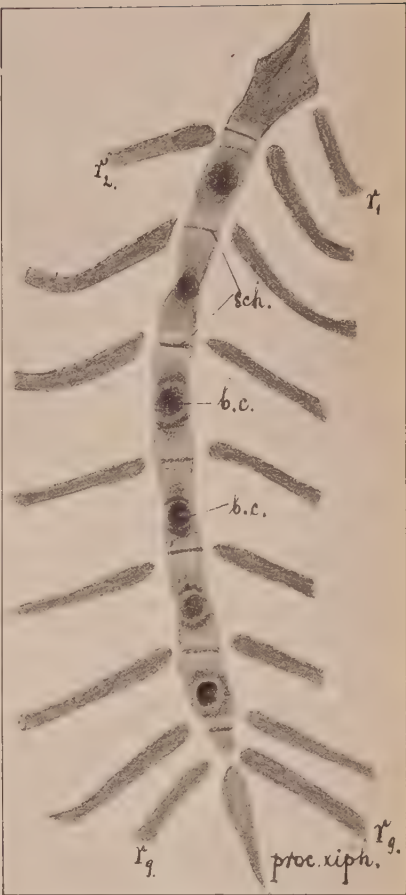


Fig. 41.

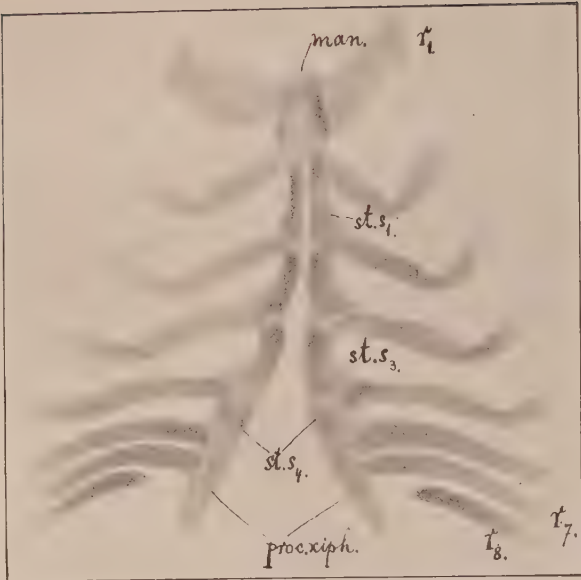


Fig. 43.*

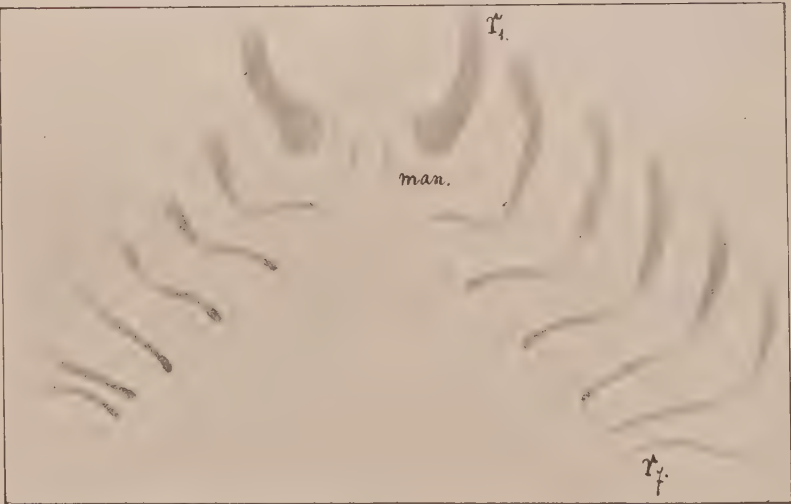


Fig. 44.*

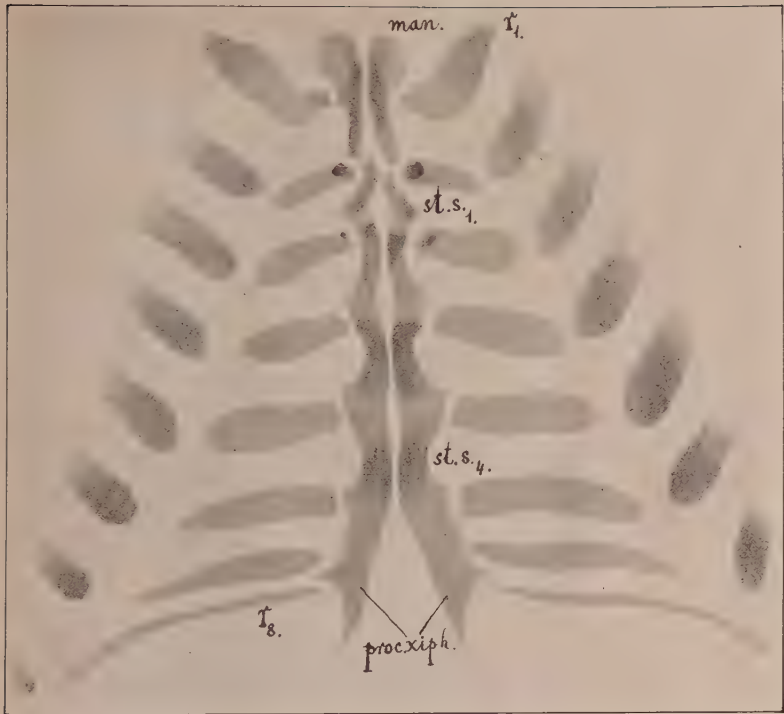


Fig. 45.*



Fig. 46.

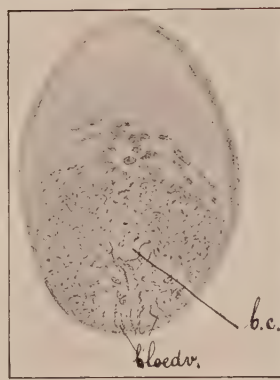


Fig. 48.

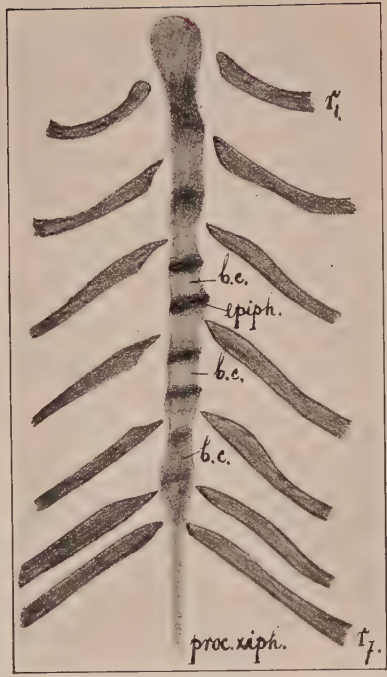


Fig. 47.

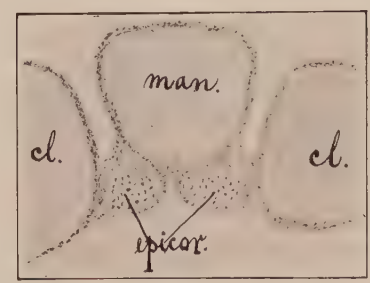


Fig. 52.

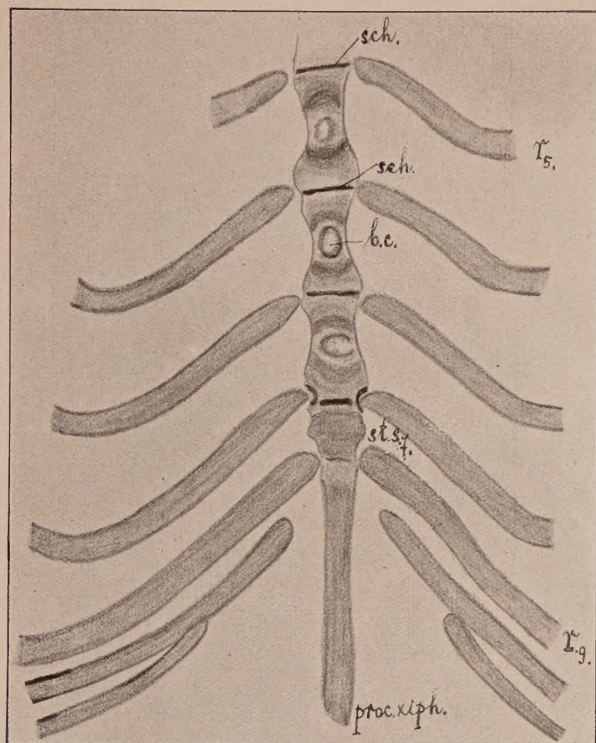


Fig. 49.

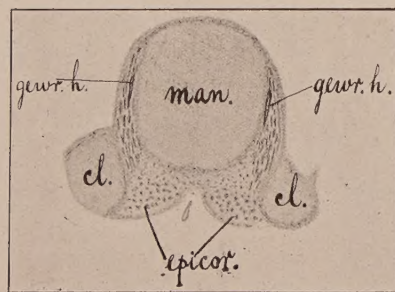


Fig. 53.

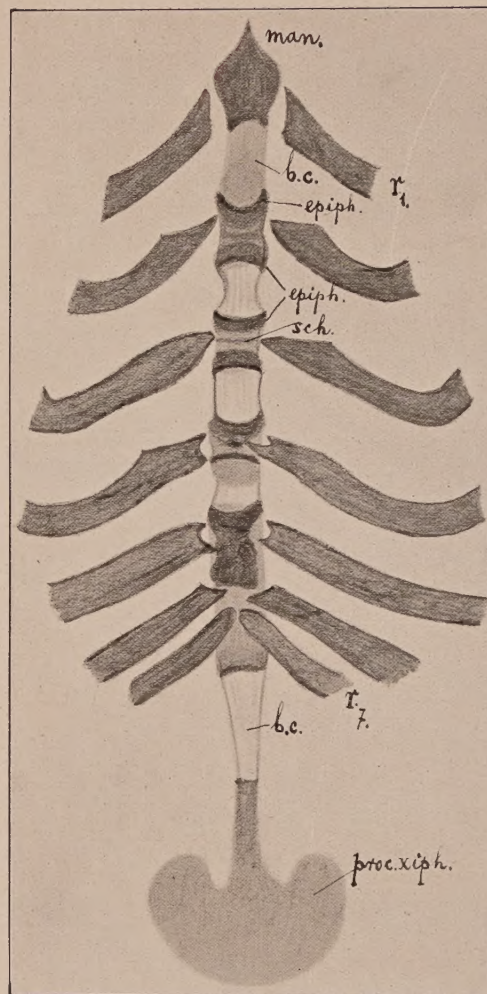


Fig. 50.

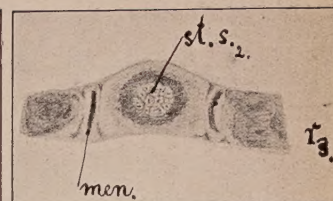


Fig. 51.

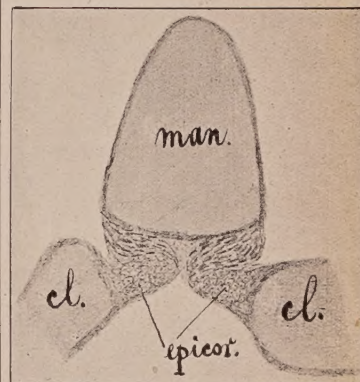


Fig. 54.

